Le genre en zoologie : essai de systématique théorique

Version originale française.
Ce texte existe aussi en version anglaise :
The genus in zoology : a contribution to the theory of evolutionary systematics, *Mém. Mus. natn. Hist. nat.*, (A), **140** : 1-124. Paris ISBN 2-85653-151-2.

Source : MNHN, Paris

ISBN : 2-85653-152-0
ISSN : 0078-9747
© Éditions du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 1988.

Source : MNHN, Paris

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

SÉRIE A
ZOOLOGIE
TOME 139

Alain DUBOIS

Muséum national d'Histoire naturelle
Laboratoire de Zoologie, Reptiles et Amphibiens
25, rue Cuvier
75005 Paris

Le genre en zoologie : essai de systématique théorique

BIBL. DU MUSEUM PARIS

ÉDITIONS
DU MUSÉUM
PARIS
1988

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

SOMMAIRE

Pages

Résumé 11

Abstract 13

Où il sera question de genres 19

INTRODUCTION

Aperçu historique 19

Présentation du problème 21

LES CONCEPTS DU GENRE

Concept empirique 25

Concept phénétique 27

Concept cladiste 27

Concept synthétique 28

Le genre, unité génétique 29

Le genre, unité phylogénétique 30

Le genre, unité écologique 32

LE PROBLÈME DE LA SIMILITUDE GÉNÉTIQUE

" Distances " et " identités " génétiques 38

Gènes de structure et gènes de régulation 38

Hybridation et similitude génétique 41

QUELQUES GÉNÉRALITÉS SUR L'HYBRIDATION ANIMALE

Les mécanismes d'isolement interspécifique 43

Facteurs exogènes d'isolement 43

Barrières géographiques 43

Barrières temporelles 43

Source : MNHN, Paris

MÉCANISMES BIOLOGIQUES D'ISOLEMENT 44
Mécanismes pré-éjaculatoires 44
Mécanismes écologiques 44
Mécanismes éthologiques 44
Mécanismes mécaniques 44
Mécanismes post-éjaculatoires 44
Mécanismes prézygotiques 44
Mécanismes postzygotiques 45
QUELQUES RÈGLES GÉNÉRALES DÉGAGÉES DE L'ÉTUDE DES HYBRIDES 46
VARIABILITÉ DES RÉSULTATS AU SEIN D'UN CROISEMENT DONNÉ 46
ÉTUDE DES CROISEMENTS RÉCIPROQUES 47
LES PRINCIPAUX STADES D'ÉCHEC DE L'HYBRIDATION 47
Blocage du développement à la fin du stade blastula 48
Blocage du développement à un stade embryonnaire ultérieur au stade blastula 48
Infécondité des hybrides 49
EXPRESSION GÉNIQUE CHEZ LES HYBRIDES 49
CONSÉQUENCES QUANT À L'EMPLOI DE L'HYBRIDATION EN SYSTÉMATIQUE 50
ELIMINATION DES FACTEURS "PARASITES" INTERFÉRANT AVEC L'HYBRIDATION 50
DÉTECTION DES VRAIS HYBRIDES DIPLOÏDES 51
HYBRIDATION INTERSPÉCIFIQUE ET CLASSIFICATION SUPRASPÉCIFIQUE 52
VARIABILITÉ DES RÉSULTATS AU SEIN D'UN ENSEMBLE TAXINOMIQUE 52
HYBRIDATION ET DIVERGENCE MOLÉCULAIRE ENTRE ESPÈCES 53
HYBRIDATION, SIMILITUDE PHÉNÉTIQUE ET PARENTÉ CLADISTIQUE ENTRE ESPÈCES 54
LES DIFFÉRENTS TYPES DE "DISTANCES" ENTRE ESPÈCES 55
Distance phénétique 55
Distance "génétique" 56
Distance cladistique 56
Distance caryologique 57
Distance écologique ou éco-éthologique 57
Distance hybride 57

HYBRIDATION INTERSPÉCIFIQUE ET NOTION DE GENRE EN ZOOLOGIE

L'HYBRIDABILITÉ COMME CRITÈRE DE DÉFINITION DES GENRES 59
APERÇU HISTORIQUE 59
FORMULATION PRÉCISE DU CRITÈRE ET DE SES CONDITIONS D'EMPLOI 60
CARACTÈRES TAXINOMIQUES ET CRITÈRES TAXINOMIQUES RELATIONNELS 62
LE CRITÈRE D'HYBRIDABILITÉ ET LE PROBLÈME DE L'ÉQUIVALENCE DES TAXONS SUPÉRIEURS . 65
INTRODUCTION 65
LES CRITÈRES D'ÉQUIVALENCE ENTRE TAXONS 66
Critères phénétiques 67

Source : MNHN, Paris

Critères " génétiques " ou moléculaires 67
Critères écologiques 67
Age absolu des taxons 67
Critère métataxinomique de VAN VALEN 68
Critère d'hybridabilité 70
Choix du stade de développement 72
Choix du rang taxinomique 72

LE CRITÈRE D'HYBRIDABILITÉ ET LA CLASSIFICATION DES VERTÉBRÉS GNATHOSTOMES 73
INTRODUCTION 73
AMPHIBIENS ET REPTILES 74
OSTÉICHTHYENS 74
MAMMIFÈRES 75
OISEAUX 76

ÉTUDE CRITIQUE DE L'EMPLOI DU CRITÈRE D'HYBRIDABILITÉ POUR DÉFINIR LES GENRES 79
QUELQUES ARGUMENTS CONTRE L'EMPLOI DE CE CRITÈRE 79
QUELQUES ARGUMENTS PRATIQUES EN FAVEUR DE L'EMPLOI DE CE CRITÈRE 81

LES CRITÈRES DU GENRE 82

CONCLUSION 84

RÉVOLUTION GÉNÉTIQUE ET GÉNIATION : LE GENRE, UNITÉ ÉVOLUTIVE

PHYLOGÈNIE ET ONTOGÈNIE 87

GRADUALISME PHYLÉTIQUE ET ÉVOLUTION QUANTIQUE : LES GENRES SONT-ILS DISCONTINUS ? 92

TRANSILIENCE, RÉVOLUTION GÉNÉTIQUE ET GÉNIATION 92
LA GÉNIATION 94
LA RÉVOLUTION GÉNÉTIQUE SELON MAYR 95
AUTRES MODÈLES DE RÉVOLUTION GÉNÉTIQUE 96
RÉVOLUTION GÉNÉTIQUE ET RÉARRANGEMENTS CHROMOSOMIQUES 100
LA RÉVOLUTION GÉNÉTIQUE, UN MODE DE SPÉCIATION PARMI D'AUTRES 101
QUESTIONS DE TERMINOLOGIE 103
RÉVOLUTION GÉNÉTIQUE ET GÉNIATION 105

CONCLUSION 108

LES CATÉGORIES TAXINOMIQUES ENTRE LE GENRE ET L'ESPÈCE

SUPERSPECIES, ULTRASPECIES ET SUPRASPECIES 109

COMPLEXE D'ESPÈCES ET GROUPE D'ESPÈCES 110

Source : MNHN, Paris

Le synklepton 111

Le sous-genre 112

Introduction 112

Les critères du sous-genre 113
Hybridabilité 113
Réversibilité évolutive des caractères 114
Absence de discontinuités entre sous-genres 115

Intérêt nomenclatural du sous-genre 116

Conclusion 117

Remerciements 118

Références bibliographiques 119

Source : MNHN, Paris

Résumé

DUBOIS. A., 1988.11.18. LE GENRE EN ZOOLOGIE : Essai de systématique théorique. Mém. Mus. natn. Hist. nat., (A), **139 :** 1-132. Paris ISBN 2-85653-152-0.

(1) Malgré son importance, théorique et pratique, en systématique animale, le concept de genre a été jusqu'à nos jours largement délaissé par les théoriciens de la classification. Le présent travail est consacré à une réflexion sur ce concept et les concepts voisins, et à l'étude détaillée d'un nouveau critère proposé pour définir les genres, le critère d'hybridabilité.

(2) Nous plaçant dans l'optique de la conception " évolutionniste " ou " syntbétique " de la classification, nous préconisons de définir les genres comme des unités génétiques, phylogénétiques et écologiques. Ces trois concepts sont explicités. Ainsi définis, les genres constituent des unités évolutives discontinues qui existent réellement dans la nature, et non pas des créations de l'esprit humain.

(3) Le problème de la similitude génétique entre deux organismes est étudié en détail. L'analyse présentée insiste sur l'importance du rôle des gènes de régulation dans l'évolution morphologique des organismes et dans les phénomènes de spéciation, ainsi que sur l'indépendance de l'évolution des gènes de régulation par rapport à celle des gènes de structure. Il découle de cette analyse que les critères tels que la " distance génétique ", qui mesurent la divergence entre organismes au niveau des gènes de structure, sont de peu d'utilité pour la construction d'une classification évolutionniste. Celle-ci en revanche doit reposer sur des critères synthétiques, comme ceux que permet de dégager l'analyse de la morphologie, ou encore l'étude de l'hybridation interspécifique.

(4) Il est à espérer que dans l'avenir les évolutionnistes et systématiciens accorderont plus d'importance qu'ils ne l'ont fait jusqu'à présent à l'étude de l'hybridation interspécifique, de ses mécanismes, de ses conséquences, dans une perspective double : analyse des phénomènes évolutifs en zoologie, applications au niveau de la classification supraspécifique. A cet égard, il sera fondamental d'accorder la plus grande attention aux résultats *positifs* de l'hybridation interspécifique, qui ont une signification claire (critère de similitude génétique fonctionnelle, et preuve d'une origine phylogénétique commune des espèces hybridées), alors que les résultats négatifs sont de peu d'intérêt pour les systématiciens. Il sera indiqué d'explorer le concept de " distance hybride ", à la lumière de nos suggestions et des travaux déjà effectués dans ce domaine par Gregory S. Whitt et ses collaborateurs, et de confronter les résultats obtenus au moyen de cet indice avec ceux fournis par d'autres techniques de comparaison des organismes. Il est probable que la confrontation de cette distance avec les divers autres types de " distances " susceptibles d'être mesurées entre espèces (distances phénétique, " génétique " ou moléculaire, cladistique, caryologique, éco-éthologique) sera riche en enseignements sur les modalités de l'évolution animale.

(5) Après un rappel des principaux résultats tirés de l'étude des hybrides, naturels et expérimentaux, dans le règne animal, et des relations qui existent entre ces résultats et les autres données dont on dispose sur les espèces animales, un nouveau critère, le critère d'hybridabilité, est proposé pour reconnaître les genres en zoologie. Il est suggéré que lorsque deux espèces peuvent donner naissance entre elles à des hybrides adultes viables, ces deux espèces doivent être incluses dans le même genre ; si ces deux espèces étaient auparavant classées, sur la foi d'autres critères valables, dans deux genres distincts, ceux-ci doivent être réunis.

(6) Le critère d'hybridabilité est un *critère taxinomique relationnel.* De tels critères s'appuient sur les caractéristiques des *relations* entre organismes comparés. Ils s'opposent en cela aux *caractères taxinomiques* traditionnels, qui sont recueillis sur les organismes pris séparément et comparés ensuite " de l'extérieur ", dans l'esprit de l'observateur. Il est suggéré que de tels critères relationnels peuvent jouer un rôle important en systématique " évolutionniste " ou " synthétique ", où ils ont été jusqu'à présent négligés au profit de l' " analyse des caractères ", et qu'ils devraient faire l'objet d'un examen, théorique et pratique, plus approfondi.

(7) Le nouveau critère donne à la catégorie de genre une profonde signification biologique et évolutive et rend possible une homogénéisation de la systématique supraspécifique dans l'ensemble du règne animal, permettant ainsi, mieux que les autres critères envisageables pour une telle opération, de résoudre partiellement le problème de l'équivalence des taxons supérieurs entre groupes différents.

(8) Les conséquences de l'application de ce critère aux classifications actuelles des cinq principales classes de Vertébrés Gnathostomes sont examinées, notamment à la lumière du critère métataxinomique de Van Valen (1973). Il est conclu que cette application, dont les conséquences seraient bien plus importantes dans certains groupes (comme les Oiseaux) que d'autres, serait bénéfique, car elle permettrait de supprimer certains biais de la classification actuelle, dus notam-

Source : MNHN, Paris

ment à la surestimation de l'importance de certains caractères. D'autres arguments en faveur et en défaveur de l'emploi de ce critère sont étudiés.

(9) Pour finir, les mécanismes responsables de la naissance d'un nouveau genre (géniation) font l'objet d'une discussion. Il est constaté que les genres sont discontinus dans la nature, en termes morphologiques, génétiques et écologiques. Il est proposé que la majeure partie des phénomènes de géniation se produisent à l'occasion de spéciations par révolution génétique, au sein de petites populations fondatrices isolées. Les notions de révolution génétique et de transilience sont discutées. Le rôle important des gènes de régulation dans les processus de spéciation par révolution génétique est souligné, ainsi que le fait qu'il s'agit d'événements populationnels, et non de l'émergence brusque de " monstres prometteurs " individuels. Il est à espérer que dans l'avenir des travaux seront consacrés aux mécanismes de la géniation et permettront d'estimer de manière objective l'importance respective des phénomènes de révolution génétique et d'autres mécanismes éventuels dans ces événements.

(10) Finalement, les catégories taxinomiques entre le genre et l'espèce font l'objet d'une discussion, et des exemples d'emploi de ces diverses catégories sont donnés dans la classe des Amphibiens.

Source : MNHN, Paris

Abstract

DUBOIS, A., 1988.11.18. LE GENRE EN ZOOLOGIE : Essai de systématique théorique. Mém. Mus. natn. Hist. nat., (A), **139** : 1-132. Paris ISBN 2-85653-152-0.

(1) Despite its importance, both theoretical and practical, in animal systematics, the concept of the genus has until now been largely neglected by the theoreticians of classification. The present work offers a reflection on this concept and on related ones, and a detailed study of a new criterion proposed to define genera, that of hybridizability.

(2) The analysis proceeds within the framework of an " evolutionary " or " synthetic " conception of classification. It is suggested that genera should be defined as genetic, phylogenetic and ecological units, three concepts here made explicit. Thus defined, genera are discontinuous evolutionary units which exist really in nature, and not creations of the human mind.

(3) The problem of the genetic similarity between two organisms is studied in detail. The analysis presented insists upon the importance of the rôle of regulatory genes in the morphological evolution of organisms and in the phenomena of speciation, as well as on the independent evolution of regulatory genes from that of structural ones. It follows that criteria like " genetic distance ", which measure the divergence between organisms at the level of structural genes, are of little use for the construction of an evolutionary classification. Rather, classification must rely upon synthetic criteria, such as those derivable from the analysis of the morphology, or also from the study of interspecific hybridization.

(4) It is to be hoped that in the future evolutionists and systematists will grant more importance than thus far to the study of interspecific hybridization, of its mechanisms and consequences, in a double perspective: analysis of evolutionary phenomena in zoology, and applications at the level of supraspecific classification. Most attention should be devoted to the *positive* results of interspecific hybridization, which have a clear meaning (criterion of functional genetic similarity, and proof of a common phylogenetic origin of the hybridized species); in contrast negative results are of little interest to systematists. The concept of " hybrid distance " deserves review in the light of the present suggestions and of the works already achieved in this field by Gregory S. White and his co-workers; the results obtained with this index should be compared with those generated by other comparative techniques. It is likely that such comparisons with other types of interspecies " distances " (phenetic, " genetic " or molecular, cladistic, karyological, eco-behavioral distances) will provide interesting lessons about the modalities of animal evolution.

(5) Review of the major results drawn from the study of both natural and experimental hybrids in the animal kingdom, and of the relations which exist between these results and the other available data concerning animal species, leads to the proposal of the new criterion of hybridizability to identify genera in zoology: whenever two species can give viable adult hybrids, they should be included in the same genus; if other valid criteria had led them previously to be placed into different genera, these must be merged.

(6) The criterion of hybridizability is a *relational taxinomic criterion*. Such criteria rely on the characteristics of the *relations* between the organisms that are compared. They differ from traditional *taxinomic characters*, which are gathered on the organisms taken separately and later compared " from the outside ", in the mind of the observer. It is suggested that such relational criteria may play an important rôle in " evolutionary " or " synthetic " systematics, although they have thus far been neglected in favor of the " analysis of characters ", and that they deserve a more thorough theoretical and practical investigation.

(7) The new criterion gives the genus category a deep biological and evolutionary meaning and makes possible a standardization of suprraspecific systematics in the whole animal kingdom. Better than other possible criteria, it provides a partial solution to the problem of the equivalence of higher taxa among different groups.

(8) The consequences of the application of this criterion to the current classifications of the five major classes of gnathostome vertebrates are examined, in the light of Van Valen's (1973) metataxinomic criterion. This study suggests that application of this criterion would have much more important consequences in some groups (like birds) than in others. It would be beneficial, as permitting the suppression of some biases of the current classification, due in particular to the overestimation of the importance of certain characters. Other arguments in favor and in disfavor of the use of this criterion are studied.

(9) The mechanisms responsible for the birth of a new genus (geniation) are discussed. Genera appear discontinuous in nature, in morphological, genetic and ecological terms. It is proposed that most geniation phenomena involve speciations by genetic revolution, within small isolated founder populations. The notions of genetic revolution and of transilience are discussed.

Source : MNHN, Paris

The importance of regulatory genes in the processes of geniation by genetic revolution is emphasized. These phenomena occur on the level of populations and do not involve the sudden emergence of individual " hopeful monsters ". The study of the mechanisms of geniation may permit an objective estimate of the respective importance of genetic revolution and other mechanisms in these events.

(10) Finally, the taxinomic categories between the genus and the species (superspecies, ultraspecies, species complex, species group, synklepton, subgenus) are discussed, and examples of the use of these various categories are offered in the class of Amphibia.

Source : MNHN, Paris

Où il sera question de genres...

" Je voudrais terminer ces considérations par la même question qui a été posée au début. Dans un colloque à l'Université de Berlin-Est sur le thème : ' Y a-t-il eu, au mésozoïque, une augmentation dans la formation des genres ? ' une discussion a suivi cette question. À la fin, le président, l'éminent professeur Von Bubnoff, se leva et sur un ton dédaigneux, ne prononça qu'une seule phrase. La voici : ' Messieurs, au fond, qu'est-ce qu'un genre ? '. Du coup, toute la discussion était terminée ! "

Burchard ALBERTI, " Quelques considérations sur le problème du ' genre ' ", *Linneana Belgica*, 1978.

de classifications...

" Esas ambigüedades, redundancias y deficiencias recuerdan las que el doctor Franz Kuhn atribuye a cierta enciclopedia china que se titula *Emporio celestial de conocimientos benévolos*. En sus remotas páginas está escrito que los animales se diven en *a*) pertenecientes al Emperador, *b*) embalsamados, *c*) amaestrados, *d*) lechones, *e*) sirenas, *f*) fabulosos, *g*) perros sueltos, *h*) incluidos en esta clasificación, *i*) que se agitan como locos, *j*) innumerables, *k*) dibujados con un pincel finísimo de pelo de camello, *l*) etcétera, *m*) que acaban de romper el jarrón, *n*) que de lejos parecen moscas. "

Jorge Luis BORGES, *Otras inquisiciones*.

d'embryons...

" Perhaps I ought to explain, added the badger, lowering his papers nervously and looking at the Wart over the top of them, *that all embryos look very much the same*. They are what you are before you are born — and, whether you are going to be a tadpole or a peacock or a cameleopard or a man, when you are an embryo you just look like a peculiarly repulsive and helpless human being. I continue as follows:

The embryos stood in front of God, with their feeble hands clasped politely over their stomachs and their heavy heads banging down respectfully, and God addressed them. He said: ' Now, you embryos, here you are, all looking exactly the same, and We are going to give you the choice of what you want to be. When you grow up you will get bigger anyway, but We are pleased to grant you another gift as well. You may alter any parts of yourselves into anything you think would be useful to you in later life. ' "

T. H. WHITE, *The Once and Future King*.

d'hybrides...

" L'accouplement est naturel entre les animaux de même espèce ; néanmoins il se produit aussi entre animaux de nature très voisine mais d'espèce différente, si leur taille est approchante et si la durée de la gestation est la même. Ces accouplements sont rares chez les autres animaux, mais il s'en produit entre les chiens, les renards et les loups. Et les chiens indiens sont les produits d'un fauve, qui ressemble au chien, et d'un chien. On a vu également le cas se produire chez les oiseaux lubriques, comme les perdrix et les poules ; et parmi les

Source : MNHN, Paris

oiseaux à serres recourbées, il semble que les éperviers d'espèces différentes s'accouplent ; il en est encore de même pour quelques autres oiseaux. Pour les animaux marins aucune observation digne de foi n'a été faite, mais il est fort probable que les poissons qu'on appelle anges-faies viennent d'un ange et d'une raie. On dit aussi que le proverbe relatif à la Libye, suivant lequel la Libye produit toujours quelque chose de nouveau, vient de ce que les animaux qui ne sont pas de même espèce s'y unissent : comme l'eau est rare, ils se rencontrent tous dans le petit nombre d'endroits qui ont des sources, et ils s'y accouplent, même s'ils ne sont pas de la même espèce. "

ARISTOTE, *De la génération des animaux.*

" Jusqu'au 28, ils me parurent d'une parfaite indifférence l'un pour l'autre ; le changement de lieu les avait apparemment troublés et occupés ; mais le 28 à cinq heures et demie du matin, je vis le lapin s'approcher de la poule, placer son corps le long d'un des côtés de celle-ci ; un instant après, laissant ses pattes postérieures à terre, il fit faire un saut, avec la légèreté propre aux lapins, à sa partie antérieure sur le dos de la poule qu'il saisit avec ses deux pattes de devant, à l'origine de l'une et de l'autre des ailes ; il approcha ensuite le plus qu'il put la partie postérieure de son ventre du derrière de la poule, et fit faire à cette partie de petits mouvements prompts, dont la fin n'était pas équivoque. Il ne lui fut permis de rester en cette posture que pendant un temps extrêmement court, la poule n'étant pas disposée à se prêter à ses caresses ; elle n'avait que peu plié ses jambes, elle alla en avant et lui échappa.

Le 29 ne fit voir aucune agacerie de la part du lapin, je dis de la part du lapin, car la poule se conduisit toujours en poule modeste.

...Le lapin cessa ses poursuites qui lui avaient si mal réussi, pendant près d'une heure, après laquelle ses accès de tendresse le reprirent ; vers les sept heures, il se rapprocha de nouveau de la poule, qui un peu auparavant avait cocoté, mais très doucement ; elle était au milieu de la chambre lorsqu'il porta la partie antérieure de son corps sur le dos de celle-ci avec une nouvelle ardeur ; il sut s'y mieux cramponner peut-être qu'il n'avait fait jusqu'alors, ou peut-être que la poule n'avait plus la même envie de le fuir ; elle fit pourtant quelques pas en avant, mais assez lents, et ayant ses jambes un peu fléchies. Le lapin passionné tint ferme et ne l'abandonna pas, aussi le moment où elle allait consentir à être subjuguée était-il proche ; elle s'accroupit comme fait toute poule qui après avoir fui devant le coq consent à souffrir ses caresses ; elle permit au lapin de se poser comme il le voulait ; il laissa ses deux jambes postérieures à terre, et disposa son corps tout du long du dos de la poule, dont la queue se trouva jetée, par la pression des cuisses du lapin, sur le côté gauche ; enfin la poule devint pour lui une lapine ; il resta sur elle en action quatre à cinq fois plus de temps qu'un coq n'y fût resté...

Si une poule était capable de honte, et que la nôtre eût connu l'état dans lequel les caresses du lapin la mettaient, elle n'eût osé se montrer à coq quelconque ; elle était tout autrement chiffonnée qu'il ne semble permis à une poule de l'être...

Ce qu'on était au moins aussi curieux de savoir, c'est quels seraient les produits d'une union si bizarre. On aurait voulu, et je l'eusse bien souhaité aussi, qu'elle nous eût valu des poulets vêtus de poils ou des lapins couverts de plumes.

...On réussirait probablement à avoir des œufs de quelque autre poule trouvée agréable par un lapin, et à qui le lapin ne déplairait pas, en les faisant habiter l'un et l'autre seuls dans une loge pendant plusieurs mois, et surtout si on les mettait ensemble très jeunes : la nôtre et son lapin étaient déjà âgés lorsqu'ils commencèrent à se connaître. "

René-Antoine de RÉAUMUR, *Art de faire éclore et d'élever en toute saison des oiseaux domestiques de toutes espèces.*

" Devant ces créatures immondes, mi-hommes mi-bêtes, mi-animaux mi-végétaux, qui me regardaient de leurs yeux glauques, les pensées les plus extravagantes m'assaillaient. Je pensais à Nyarlathotep, le chaos rampant, à Cthulhu, le monstre des abysses, qui attend, plongé dans ses rêves, au fond de sa demeure de R'lyeh, la ville morte, et à ces mille autres entités innommables dont parle le *Necronomicon*, l'ouvrage interdit et introuvable de l'Arabe dément Abdul Alhazred, dans ces pages qui font frémir d'horreur ceux qui ont eu le malheur de les avoir entre les mains, et je m'en remémorais un passage : ' Car les hybrides, s'éeria Ward, sont doublement maudits. Leurs géniteurs ont voulu échapper aux Lois de la Nature, des Mondes et des Dieux. Ils ont perpétré des accouplements hideux, ils ont commis des copulations contre-nature, ils se sont vautrés dans des ordures indescriptibles. Ils ont voulu braver les Lois, mais les Lois ont été plus fortes qu'eux : ce sont toujours elles qui commandent. Les hybrides sont les produits de l'union de l'eau et du feu, du ciel et de la terre : ils ont hérité de leurs géniteurs des marques indélébiles, ils sont intermédiaires. Dieu ne les reconnaîtra pas, mais l'illimité Azathoth, le malfaisant, ce sultan des démons dont aucune bouche n'ose prononcer le nom à voix haute, dont l'Ultime trône de nuit se dresse dans le vide central et sans forme, lui, les accueillera à bras ouverts dans sa cité de Kadath, leur ouvrira les portes du palais d'onyx, et les entraînera dans l'antre humide et vénéneuse, aux parois éternellement couvertes de fongosités putrides, qui s'abrite en son sein. ' "

Saturnin POJARSKI, *La quête du chaînon manquant.*

Source : MNHN, Paris

et des mystères de l'évolution...

" The world is replete with mystery and man is labouring hard to unfold the fog of mystery. He is exploring all the avenues to discover the undiscovered, to know the unknown, to see the unseen with his drill of intelligence and austere devotion. The Himalayan newt and its distribution in various altitudes of the Eastern Himalayas is also peculiar and enveloped with mystery. "

S. K. CHAUDHURI, " Studies on *Tylototriton verrucosus* (Himalayan newt) found in Darjeeling ", *J. Bombay nat. Hist. Soc.*, 1966.

" Et le cristal vole en éclats. Les collections se dispersent. Toute la création part à la dérive : on s'aperçoit qu'elle s'accomplit à travers les millénaires comme un corps se métamorphose. Une fêlure court dans la vitre de la jolie boîte de Linné, le vent noir s'y engouffre, il froisse les ailes de pourpre et d'or, il opère des greffes, il agence des chimères. Les cicindèles, les papillons exigent un nouveau regard : ils cessent de reproduire l'inévitable motif du premier papillon, de la première cicindèle, pour former l'une des esquisses provisoires que l'opaque génie de la nature produit, corrige, supprime, mutile ou perfectionne. Burnet, Benoît de Maillet, Buffon bousculent le beau tableau paralysé des naturalistes. Le passé dévoile ses gouffres. Le déluge n'est plus qu'une péripétie, coincé entre des lacs de lave, des effondrements marins, des jaillissements de reliefs, des glaciations, des touffeurs. La Terre murmure. Elle assure qu'elle est vivante et ancienne. La géologie est une épopée. Et le décrochage se produit le jour où l'on accepte que le vivant (animaux, plantes et bientôt hommes) porte les cicatrices de ces remuements. Toutes les formes du monde se sont combinées sous la pesée du temps. Elles ont inventé leurs propres dessins dans le feu et le tumulte. Les animaux se sont diversifiés, ils ont tenté des expériences pour répondre aux agitations de la terre. Des figures, imprévues, du plan initial, des ajouts et des appoggiatures, des chevauchements, des mélanges, des inventions poussent constamment sur l'arbre de plus en plus ramifié du vivant. ' Le vermisseau imperceptible, dit Diderot, qui s'agite dans la fange s'achemine peut-être à l'état de grand animal ; l'animal énorme qui nous épouvante par sa grandeur s'achemine peut-être à l'état de vermisseau, est peut-être une production particulière momentanée de cette planète '. Et Benoît de Maillet retrace le scénario par lequel les poissons, abandonnés sur les rivages desséchés, sont sortis de la mer : ' La semence de ces poissons, dit-il, portée dans des marais, peut aussi avoir donné lieu à cette première transmutation de l'espèce, du séjour de la mer en celui de la terre. Que cent millions aient péri sans avoir pu en contracter l'habitude, il suffit que deux y soient parvenus pour avoir donné lieu à l'espèce. ' "

Gilles LAPOUGE, *Utopie et civilisations.*

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

INTRODUCTION

Aperçu historique

À l'origine du présent travail, se trouve une étrange constatation. Ayant mis en évidence, lors d'un travail sur les Amphibiens de la région himalayenne (Dubois, 1974 a, 1975, 1976), l'existence d'un groupe bien défini d'espèces de Ranidae proches parentes, caractérisées par une écologie particulière, nous ressentions la nécessité de nommer ce groupe et nous interrogions sur le rang taxinomique qui devait lui être attribué : " Genre, sous-genre ou groupe d'espèces ? " (Dubois, 1976 : 27). Nous penchant alors sur la littérature scientifique existante, nous eûmes la surprise de constater la quasi-inexistence de publications consacrées à la notion de genre (et aux notions voisines) en zoologie. À l'heure actuelle, après de longues recherches bibliographiques, nous n'avons trouvé que 42 publications comportant le mot " genre " (ou " sous-genre ") dans leur titre, et consacrées à une discussion de ce concept (ou de celui de sous-genre) : Cope, 1868 ; Clark, 1911 ; Alphéraky, 1912 ; Metcalf, 1915 ; Pia, 1920 ; Schenck, 1937 ; Bartlett, 1940 ; Camp, 1940 ; Greenman, 1940 ; Sherff, 1940 ; Hubbs, 1943 ; Mayr, 1943, 1965 ; Simpson, 1943 ; Williams, 1951 ; Edwards, 1953 ; James, 1953 ; Cain, 1954, 1956 ; Mandelbrot, 1956 ; Paclt, 1957 ; Inger, 1958 ; Tortonese, 1962 ; Voous, 1964 ; Beck & Beck, 1968 ; Illies, 1970 ; Rowell, 1970 ; Clayton, 1972 ; Moore, 1976 ; Duellman, 1977 ; Van Gelder, 1977 ; Alberti, 1978 ; Bock & Farrand, 1980 ; Dubois, 1981 a, 1981 c, 1982 a, 1988 ; Plateaux, 1981 ; Bernardi, 1983 ; Daget, 1983 ; Stoyan, Stoyan & Fiksel, 1983 ; Lemen & Freeman, 1984. Par ailleurs, quelques discussions intéressantes concernant le concept de genre sont apparues occasionnellement dans quelques ouvrages généraux (p. ex. : Mayr, Linsley & Usinger, 1953 ; Simpson, 1961 ; Mayr, 1969, 1982 a ; Crowson, 1970 ; Ross, 1975) ou dans des articles de taxinomie (révisions, faunes, etc.) ou de zoologie générale, où elles sont difficiles à trouver (p. ex. : Ghigi, 1936 ; Montalenti, 1938 ; Ripley, 1945 ; Simpson, 1945 ; Inger, 1954 ; Laurent, 1956, 1964, 1972, 1973 ; Michener, 1957 ; Sibley, 1957 ; Cain, 1958 ; Savage, 1958 ; Johnsgard, 1960 ; Parkes, 1961 ; Rosen & Bailey, 1963 ; Pasteur, 1964, 1982 ; Poynton, 1964, 1976 ; Kluge, 1966 ; Short, 1969 ; Lynch, 1970, 1971 ; Pépin *et al.*, 1970 ; Martin & Watson, 1971 ; Dubois, 1975, 1976, 1980 b, 1981 b, 1983 a, 1983 c, 1984 a, 1984 c, 1987 b ; Gorham, 1977 ; McAllister & Coad, 1978 ; Avise & Aquadro, 1982 ; Sibley & Ahlquist, 1982).

La liste de références ci-dessus est certainement encore incomplète, mais le fait même qu'elle puisse être établie et ne compte que quelques dizaines de titres contraste avec le nombre très élevé d'articles et de livres consacrés à une discussion du concept d'espèce (il existe sans doute plusieurs centaines, ou même plus, de publications scientifiques comportant le mot " espèce " dans leur titre) : cette constatation apparemment anecdotique souligne le fait que le concept de genre a bien moins attiré l'attention des théoriciens de la classification zoologique que le concept d'espèce. Toutefois, le fait que, dans la nomenclature linnéenne, le nom générique figure dans le binomen latin qui désigne chaque espèce, et donc apparaît dans toute publication scientifique traitant d'êtres vivants, donne à ce nom un rôle important en systématique, certainement bien plus que celui des noms des autres taxons supérieurs.

Ayant pris conscience de cette lacune, nous

Source : MNHN, Paris

avons consacré plusieurs années à une réflexion sur la question du genre en zoologie et à une discussion de celle-ci avec de nombreux collègues, soit en privé, soit par correspondance, soit lors de conférences, colloques, journées d'études. En 1976, nous avons proposé à la Société Zoologique de France l'organisation d'une Table Ronde sur " Genre, sous-genre et groupe d'espèces ". Lors de cette journée d'étude, qui se tint au Muséum de Paris le 14 mars 1978, huit orateurs prirent la parole, et il est dommage que seuls de brefs résumés de trois de ces communications aient été publiés dans le *Bulletin de la Société Zoologique de France* (DUBOIS, 1981 c ; PLATEAUX, 1981 ; BERNARDI, 1983) ; nous regrettons particulièrement pour notre part que n'ait pas été publié le manuscrit remis par Henri BERTRAND à l'issue de cette réunion (" Le problème du genre chez les larves et nymphes des Coléoptères aquatiques "), non seulement parce que ce fut sans doute son dernier travail achevé avant son décès accidentel à la fin de 1978, mais encore parce que ce texte comportait une intéressante discussion sur la " réalité " des taxons genres chez les Coléoptères aquatiques, insistant sur la congruence relevée entre la classification générique fondée sur les caractères des adultes et celle qui pourrait être construite en s'appuyant sur les caractères des larves et des nymphes.

Nous avons eu ensuite l'occasion de proposer et discuter nos idées sur cette question lors de la Table Ronde du Muséum de Paris du 2 mai 1979 sur " Nature et buts des classifications zoologiques " (conférence : " La conception 'synthétique ' de la classification zoologique "), puis lors de la discussion de la Table Ronde sur " Generic Criteria and Utilization of Subgenera ", dans le cadre du Quatrième Symposium International sur les Amphibiens d'Afrique (Museo Zoologico de " La Specola ", Florence, 10-16 décembre 1979). Nos réflexions sur le concept de genre nous ayant, comme on le verra, amené à donner une importance nouvelle aux résultats de l'hybridation interspécifique en systématique supraspécifique, nous avons pensé qu'il serait bon d'en discuter avec des spécialistes de diverses disciplines, et avons proposé à J. CARAYON l'organisation d'une Table Ronde du Muséum de Paris sur " Hybridation et systématique ". Cette Table Ronde se tint les 25 et 26 novembre 1980. Treize orateurs y prirent la parole. Nous y avons prononcé une conférence intitulée " Hybridation, parenté phylogénétique et classification supraspécifique ". En juillet 1982, à l'invitation de M. D. GRMEK et Ernst MAYR, nous avons présenté un exposé sur " Le genre, catégorie taxinomique artificielle ou unité évolutive naturelle ? " dans le cadre du Troisième Cours de l'International School of History of Biological Sciences ("Classification and Hierarchies. Historical Developments and Epistemological Aspects ", Ischia, 5-14 juillet 1982). Le 1er décembre 1982, à l'invitation de Michaïl FISCHBERG, nous avons donné une conférence intitulée " Hybridation et systématique en zoologie ", dans le cadre des Séminaires du Centre de Zoologie de l'Université de Genève. Enfin le 27 mars 1985, à l'invitation de Georges PASTEUR, nous avons fait un exposé sur " Le genre en zoologie, catégorie taxinomique artificielle ou unité évolutive naturelle ? " à l'Université Montpellier II, dans le cadre des Conférences du Laboratoire de Génétique Écologique de l'École Pratique des Hautes Études.

Plusieurs publications consacrées aux idées exposées dans ces conférences sont déjà parues (DUBOIS, 1981 a, 1981 c, 1982 a, 1983 a, 1988), d'autres sont en préparation. Par ailleurs, nous avons commencé à mettre en application les principes et critères proposés sur la base d'arguments théoriques généraux dans des travaux portant sur la systématique des Amphibiens Anoures et Urodèles, notre domaine de recherche (DUBOIS, 1975, 1976, 1977 c, 1979 a, 1980 b, 1981 b, 1983 c, 1984 a, 1984 b, 1984 c, 1984 e, 1987 b). À notre connaissance, pour l'instant un seul auteur a discuté par écrit nos propositions, et a étudié, brièvement, les conséquences de celles-ci sur la classification d'un groupe animal précis : il s'agit de DAGET (1983), et le groupe concerné est celui des poissons osseux.

En août 1981, nous avons découvert les publications de VAN GELDER (1977, 1978), où il était proposé de faire usage d'un critère d'hybridation pour reconnaître les genres en zoologie. Lors de la Table Ronde du 14 mars 1978, PLATEAUX (1981) et nous-même (DUBOIS, 1981 a, 1981 c, 1982 a) avions fait une suggestion similaire. La convergence entre les trois propositions est fort intéressante : au niveau pratique, elles aboutissent toutes les trois au même résultat (réunion dans un même genre des espèces susceptibles de donner des hybrides viables), bien que les raisons théoriques avancées par les trois auteurs soient sensiblement différentes.

Source : MNHN, Paris

Dans le présent mémoire, nous faisons le point sur cette question à la fin de 1985, en tentant d'intégrer dans une même réflexion l'ensemble des données, hypothèses, discussions que nous avons été amené à rencontrer au cours de cette longue recherche. Nous l'offrons avant tout au lecteur comme base de travail, nullement comme un manuel pratique d'utilisation ou un dernier mot. Sur cette base il y aura encore beaucoup à construire.

Présentation du problème

La classification zoologique linnéenne repose sur un certain nombre de catégories, de la sous-espèce au super-régne. Un examen critique de cette classification, des concepts et méthodes employés, est en cours depuis déjà longtemps. Toutefois les différentes catégories n'ont pas toutes été soumises à un examen équivalent. C'est certainement au sujet du " problème de l'espèce " qu'a été produite la plus abondante littérature (voir p. ex. : Mayr, 1963, 1970, 1974 a, 1982 a ; Bocquet, Génermont & Lamotte, 1976, 1977, 1980). Le problème des " catégories supérieures " (famille et au-dessus) fait actuellement parmi les systématiciens l'objet d'un débat très âpre (on trouvera de nombreuses références concernant ce débat par exemple dans Dupuis, 1979 et Mayr, 1981, 1982 a). Seul le genre, catégorie qui occupe une place intermédiaire entre l'espèce et les catégories supérieures, a pour l'instant été largement laissé de côté.

Pour beaucoup de zoologistes, il est vrai, la seule catégorie taxinomique qui corresponde à une réalité dans la nature est l'espéce, et toutes les autres catégories sont artificielles. Il n'y aurait pas lieu alors de tenter une approche théorique du concept de genre. Toutefois si l'on admet, avec Mayr (1969, 1981, 1982 a) et d'autres, que la classification zoologique n'a pas pour unique fonction d'être une méthode d'identification, mais doit être aussi un système de stockage de l'information, une véritable théorie biologique qui pourra servir de fondement à toutes sortes de travaux biologiques comparatifs, il apparaît justifié de se pencher sur cette catégorie, qui joue un rôle important en systématique supraspécifique.

Selon les groupes zoologiques, l'accord pratique qui existe entre les spécialistes quant à la délimitation des genres est plus ou moins grand. Dans bien des groupes, cet accord est médiocre, et il en résulte une trés grande instabilité de la classification et de la nomenclature génériques. Un tel phénoméne se manifeste aussi il est vrai pour les catégories supèrieures. Toutefois une différence fondamentale existe entre le genre et celles-ci : c'est que, dans la nomenclature linnéenne, le nom générique figure dans le binomen latin donné à chaque espéce, ce qui rend particuliérement impérative la nécessité de sa stabilité.

Dans l'esprit de Linné, une importante fonction du nom générique était de soulager la mémoire (Cain, 1958), en désignant collectivement un ensemble d'espéces " voisines " ou "similaires ". Actuellement, tous les systématiciens seraient vraisemblablement d'accord avec une définition du genre aussi lâche que la suivante : un genre regroupe des espéces plus voisines les unes des autres que des espéces des autres genres. Reste à savoir ce que l'on entend par "voisines ", et selon la définition que l'on donnera de ce terme on aboutira á des conceptions radicalement différentes du genre. En d'autres termes, tout le " probléme du genre " revient en définitive à déterminer *quelles informations* le nom générique doit apporter.

Bien des systématiciens ont rêvé d'une classification du régne animal dans laquelle les différents taxons d'une même catégorie seraient *équivalents* dans les divers groupes d'animaux (c'est-á-dire qu'un genre de Lépidoptéres soit équivalent à un genre d'Oiseaux ou de Mollusques, etc.). La recherche de cette équivalence a amené certains systématiciens á adopter des critéres simples, parfois même simplistes, de définition des genres, qui seront discutés ci-dessous. Ce problème de l'équivalence des taxons est difficile, par suite de l'absence de caractéres communs á des groupes différents (voir Schaefer, 1976), mais peut-être pas insoluble, comme nous le verrons.

Un autre problème lié au précédent est celui de la *réalité* des taxons supérieurs (Ball, 1983). La question peut être posée de la manière suivante :

Source : MNHN, Paris

les taxons reconnus par les zoologistes sont-ils des regroupements artificiels (c'est-à-dire créés de toutes pièces par l'homme) d'individus, ou bien des entités qui existent réellement dans la nature, indépendamment de la conscience que les systématiciens peuvent en avoir ? De la réponse qu'on apportera á cette question découleront des impératifs méthodologiques différents pour les systématiciens. Si les taxons biologiques sont des créations de l'esprit humain, il importera de fixer des régles pour les établir. Plusieurs types de critéres pourront être choisis pour ce faire, mais le choix des meilleurs critéres sera déterminé en définitive par des considérations pragmatiques : les taxons n'ayant pas d'existence propre dans la nature, la classification la meilleure sera celle qui facilitera le plus le travail des systématiciens, et éventuellement celui des autres biologistes (la plus " pratique ", dans les divers sens que peut prendre ce terme). En revanche, si les taxons existent dans la nature, en dehors de l'idée que nous avons d'eux, la tâche des systématiciens sera alors de les y trouver, de les y reconnaître, même si ce n'est pas aisé, et si cela ne doit pas nécessairement faciliter le travail des biologistes par la suite (dans la mesure par exemple où des techniques particulières ou lourdes doivent être mises en œuvre pour les reconnaître).

Comme l'a souligné notamment MAYR (1982 a : 207-208), ce problème est en partie sémantique, et provient partiellement de la confusion qui a longtemps existé entre les concepts de *catégorie* et de *taxon*. Un *taxon* est un ensemble d'organismes de rang taxinomique quelconque qui est suffisamment distinct pour mériter d'être nommé et assigné á une catégorie définie. En termes de logique, un taxon est un *individu*, et les organismes animaux ou végétaux dont il est constitué sont les parties de ce taxon. En revanche, une *catégorie*, dans le sens actuel de ce terme, désigne un rang ou niveau dans une classification hiérarchique. C'est une *classe*, dont les membres sont tous les taxons auxquels est assigné un rang donné.

S'appuyant sur cette distinction, MAYR (1982 a : 208) écrit :

> " The question, Are the higher categories real ? must thus be dissolved into two separate questions: (1) Are (most of) the groups (taxa) which we rank in the higher categories well delimited ? and (2) Is it possible to give an objective (nonarbitrary) definition of such higher categories as genus, family, or order ? The answer to the first question is clearly yes, but to the second one it is clearly no."

Selon cette conception, qui a souvent été défendue et illustrée dans la littérature scientifique, la démarche classificatoire comporterait deux temps : tout d'abord la reconnaissance de taxons (quelle que soit la méthode employée pour le faire), puis l'établissement du rang de chaque taxon. Seul le premier temps de cette démarche serait réellement " non-arbitraire ". L'attribution de rangs donnés á des taxons serait liée notamment á *l'ampleur de la divergence* entre eux. Une telle conception implique que tous les taxons sont fondamentalement de même nature, mais emboîtés les uns dans les autres comme des poupées russes : ainsi en définitive un sous-genre serait un " petit genre " ou un " genre naissant ", un genre serait une " famille naissante ", etc.

À l'échelle de l'espéce, catégorie-clef de la hiérarchie linnéenne, l'application de cette conception serait fausse : la sous-espéce, telle qu'elle est comprise de nos jours, n'est pas une " petite espéce " ; ce n'est même pas, ou pas nécessairement, une " espéce naissante ". La plupart des systématiciens actuels s'accordent pour reconnaître que la catégorie espéce n'est pas une invention de l'esprit humain, mais qu'elle correspond à une réalité objective dans la nature. En d'autres termes, indépendamment de la conception que les biologistes en ont, il existe dans la nature des entités qui correspondent au concept d'espéce tel que la biologie contemporaine le définit, c'est-á-dire un " pool génique fermé, ou protégé " (BOCQUET, GÉNERMONT & LAMOTTE, 1976, 1977, 1980) : pour reprendre les termes cités ci-dessus de MAYR (1982 a), cette définition est donc " objective " et " non-arbitraire ". Le rôle des systématiciens est alors de *reconnaître* les espéces dans la nature et non plus de " créer " des espéces. Dans l'échelle de la hiérarchie linnéenne, l'espéce serait donc un point fixe, dont la position serait donnée de maniére objective ; en revanche, la position des catégories supérieures serait arbitraire, et il ne saurait être question de la fixer de maniére objective.

Pourtant, l'espéce n'est pas la seule catégorie systématique susceptible d'être définie de maniére rigoureuse et objective. On trouvera dans l'excel-

Source : MNHN, Paris

lent travail de BERNARDI (1980) une étude de plusieurs catégories désignées par cet auteur du nom de " catégories taxonomiques de la systématique évolutive ". Toutes ne présentent pas le même intérêt ni la même importance, mais certaines, telles celles de superspecies (" groupe monophylétique d'espèces entièrement vicariantes ", BERNARDI, 1980 : 385) et de prospecies (espèces vicariantes constituant une superspecies), correspondent indéniablement á des entités réelles dans la nature. Dans le cas de catégories comme l'espéce ou la prospecies, la distinction établie ci-dessus entre reconnaissance (ou délimitation) du taxon et établissement du rang de celui-ci n'a plus lieu d'être. Ce sont les mêmes critéres qui permettent de reconnaître l'unité taxinomique et de la rapporter á une catégorie donnée.

Une telle situation est-elle propre á la catégorie espéce et aux catégories situées juste au-dessus et au-dessous de celle-ci, étudiées par BERNARDI (1980), ou bien est-il possible de reconnaître également des unités naturelles á un niveau plus élevé de la hiérarchie linnéenne ? Ce ne pourrait être le cas que si l'on pouvait trouver des critéres objectifs, non-arbitraires, pour définir ces taxons. De tels critéres permettraient, comme dans le cas de l'espéce ou de la prospecies, de reconnaître de manière concomitante et l'existence du taxon naturel et le rang taxinomique de celui-ci. La thése que nous soutenons ici est que de tels critéres existent et peuvent être trouvés : en ce qui concerne la catégorie du genre, sur laquelle est centrée la discussion qui suit, nous proposons l'emploi d'un nouveau critére, celui de la réussite de l'hybridation interspécifique.

Avant d'aborder ce point, toutefois, nous nous proposons d'effectuer une revue rapide des quatre types principaux de concepts du genre qui se rencontrent dans la littérature, afin de situer notre nouvelle proposition au sein de ce cadre général.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

LES CONCEPTS DU GENRE

CONCEPT EMPIRIQUE

Un concept empirique du genre est sous-jacent à la pratique de nombreux systématiciens, qui estiment qu'il n'y a pas besoin d'une théorie du genre. Pour ces auteurs, le genre est une convention pratique, les genres sont des cases de rangement qui facilitent l'identification des espèces. Le genre ne correspond donc à aucune unité réelle dans la nature, c'est une création de l'esprit.

Ces auteurs insistent sur le fait que le genre doit être utile, " pratique ". Cette notion de " pratique ", toutefois, n'est pas claire. Signifie-t-elle " facile à reconnaître " ? ou " facile à identifier " ? " pas trop grand " ? " apportant tel ou tel type d'information " ?

Pour beaucoup de systématiciens, le critère *taille* prédomine, ce qui s'exprime en disant qu' " un genre doit contenir ni trop, ni trop peu d'espèces ". Ces auteurs ont alors tendance à regrouper les espèces isolées dans des genres artificiels, et à démanteler les grands genres, aboutissant en définitive à reconnaître un nombre modéré de " cases de rangement " de " volumes " comparables.

Des auteurs assez rares sont en faveur de genres de taille relativement grande :

> " Je trouve personnellement qu'il faut utiliser des genres d'une certaine ampleur, solution préférable en biologie générale, où les noms scientifiques des animaux doivent être familiers au plus grand nombre ". (BERNARDI, 1983 : 136).

D'autres systématiciens, sans doute plus nombreux, préconisent au contraire de réduire le plus possible la taille des genres :

> " Quand un genre comporte un grand nombre d'espèces et qu'on peut y distinguer des groupes naturels par n'importe quel biais, il est désirable de le fragmenter en plusieurs genres. " (LAURENT, 1956 : 230).
>
> " In entomology there is sentiment in some quarters for setting an upper limit (perhaps 40) to the number of species allowed in a single genus. " (ROSS, 1975, cité par VAN GELDER, 1977 : 2).

ROSEN & BAILEY (1963) ont souligné que, à mesure que la systématique d'un groupe se développe, on observe souvent les phénomènes suivants : d'abord découverte, description et dénombrement des espèces ; puis tendance à " mettre de l'ordre " dans cet amoncellement d'espèces et à regrouper celles-ci par affinités. Les auteurs ont alors souvent tendance à créer un genre pour tout ensemble d'espèces dont on peut démontrer qu'elles sont voisines, et à démembrer les genres dès qu'on y découvre de nouvelles hétérogénéités. En définitive, ils tendent à reconnaître des genres de plus en plus petits, souvent monospécifiques.

Source : MNHN, Paris

Une telle pratique dénote une incompréhension de la signification fondamentale du binomen linnéen, au sein duquel les deux noms ont des fonctions différentes, le nom spécifique exprimant la singularité et le nom générique l'existence d'un groupe d'unités " voisines " (similaires, ou apparentées, ou les deux). Le genre, contrairement à l'espèce, est une unité collective, et le nom générique n'a pas pour première fonction d'exprimer la différence, mais la similitude. Le nom générique tel que le conçoivent les diviseurs ne transporte plus, ou presque, d'information :

> " This difference in the functions of species and genus names is completely ignored by many recent taxonomists, particularly the so-called generic splitters. It is their aim to express difference not only in the specific, but also in the generic name. This tendency, if carried to its logical extreme, leads to uninomialism, and some of the leading generic splitters have openly or in a veiled form endorsed this principle of nomenclature. To me it seems to indicate a complete misunderstanding of the principle of binomial nomenclature, if somebody uses the generic name primarily to express difference. This is the function of the species name. " (MAYR, 1943: 138).

Nous estimons aussi utile à ce sujet de reproduire un passage du travail de ROSEN & BAILEY (1963) sur les Poeciliidae, où des idées similaires sont exprimées avec une grande clarté :

> " It is evident that the phylogenetic relationships between different species or between distinct groups of species are reflected in a host of features, some anatomical and behavioral, some physiological and biochemical, and some genetic and developmental — in short, in some features of all the major systems and processes that characterize organisms. Hence, investigators in the fields of comparative anatomy and comparative development, as well as many experimental biologists, may contribute directly and indirectly to systematic knowledge. For the non-systematist, however, a classification consisting of too many small genera presents a major obstacle to his efforts at recognizing differences and similarities between related organisms that are worthy of study. In an earlier classification of the poeciliids, for example, two species now shown to be intimately related were placed in different genera because one of them possesses an asymmetrical external genitalium. Under this taxonomic arrangement, a developmental biologist interested in problems of asymmetry and hence in the asymmetric species would have difficulty identifying the symmetrical relative, the comparative study of which might be expected to yield important clues as to the origin of the asymmetric condition. The use of separate genera is usually, and justifiably, taken as a mark of the gross genetic incompatibility of the species thus separated taxonomically, and in the foregoing example may be expected to draw attention away from important biological properties common to both. It may even, at times, tend to prevent experimental workers from realizing that the comparative study of both species is appropriate. When a single genus is used for these species, the comparative materials are collected together, and the likelihood is increased that studies in other fields will be performed by investigators whose results are important to systematics. In general, the masking effects of an oversplit classification may be remedied by the use of comprehensive genera that assemble, and thereby underscore, some contrasting features as well as the many unifying characters to be found among intimately related organisms. The function of broad and coordinate genera, when data on complex and little-known groups are made available to non-systematists, is often overlooked by the taxonomist. " (ROSEN & BAILEY, 1963: 6).

Source : MNHN, Paris

Concept phénétique

Si l'on admet que le genre doit regrouper des espèces plus " voisines " entre elles qu'elles ne le sont d'autres groupes semblables, que signifie " voisines " ?

Pour les phénéticiens, la classification repose sur l'estimation ou la mesure des affinités, comprises ici dans le sens de *similitudes phénotypiques*, lesquelles sont en général censées représenter les similitudes génotypiques.

La vieille méthode, qui date des débuts de la systématique, consiste à comparer la morphologie des espèces, et à en tirer une estimation (plus ou moins subjective) de leur plus ou moins grande ressemblance, celle-ci étant parfois, mais pas toujours, supposée traduire leur plus ou moins grande affinité. Les aspects modernes de cette méthode s'appuient sur la biométrie (quantification des caractéres) et plus récemment (depuis une vingtaine d'années) sur la taxinomie numérique, qui prend en compte un nombre élevé de caractéres (Sneath & Sokal, 1973). Ces caractéres peuvent être empruntés à la morphologie, mais aussi à l'écologie, au comportement, aux chromosomes, etc., c'est-à-dire que c'est sur l'ensemble de l'*holomorphe* (Hennig, 1950) que porte l'analyse. Celle-ci aboutit à l'estimation d'une " distance " entre espéces, et l'ensemble des distances entre plusieurs espéces peut être présenté graphiquement, par exemple sur un phénogramme. Les phénéticiens ont parfois assigné, à un niveau fixé a priori de " divergence " morphologique, un niveau systématique donné : de cette maniére, deux groupes d'espéces séparés par telle distance seront par définition considérés comme deux genres, par telle autre distance comme deux familles, etc.

On regroupe ainsi des espéces ressemblantes. En général cette ressemblance est due à la présence en commun, chez ces espéces, de caractéres retenus depuis un ancêtre commun récent. Mais ce n'est pas toujours le cas. La ressemblance peut être liée à l'existence d'un ancêtre commun lointain, une *évolution parallèle* ayant eu lieu, par suite de la présence au départ de facteurs génétiques communs, entre deux stocks séparés depuis longtemps. La ressemblance peut aussi être due à une *convergence* entre lignées différentes, lorsque celles-ci tendent à s'adapter à des modes de vie similaires.

Les méthodes numériques de mesure des similitudes récemment développées sont précieuses car elles permettent une mesure objective, ou quasi-objective, de la ressemblance entre deux types d'organismes, mais elles ne suffisent pas pour construire une classification d'espéces vivantes. De telles méthodes seraient suffisantes pour permettre de classer convenablement des objets, mais pas des êtres vivants qui sont le résultat d'une *histoire* et qui vivent dans un *milieu*.

Concept cladiste

Comme l'ont souligné plusieurs auteurs, et notamment Mayr (1974 b), il importe de distinguer deux aspects fondamentaux dans les travaux de Hennig et de ses disciples. L'*analyse cladistique* s'attache à la reconstitution, la plus fidéle possible, de la phylogénie d'un groupe donné (établissement du cladogramme). Des progrés remarquables ont été réalisés dans ce domaine par les cladistes par l'élaboration et la formalisation de principes et méthodes de travail, dont certains étaient déjà appliqués bien avant Hennig mais de maniére moins systématique et rigoureuse. Tous les zoologistes qui s'intéressent à l'étude de la phylogénie doivent prendre connaissance des travaux de Hennig et de ses disciples dans ce domaine, et l'on peut s'étonner que des travaux paraissent encore sur cette question (Clark, 1977 ; Blandin, 1978), où les concepts et méthodes de l'école cladiste ne sont pas même mentionnés. On consultera avec profit

Source : MNHN, Paris

les travaux de DUPUIS (1979, 1984), qui offrent une liste quasi exhaustive des références significatives dans ce domaine.

Les principes de *classification cladistique*, d'autre part, ne découlent nullement de manière directe de la précédente analyse. Il s'agit en réalité d'un ensemble de règles et de conventions admises en vue de la transcription automatique de la phylogénie en classification.

Pour les cladistes, en effet, la classification ne doit être qu'une transcription, la plus exacte possible, de l'arbre phylogénétique ou cladogramme dans un autre plan. Les règles adoptées pour cette transcription sont relativement simples. Tout d'abord, chaque nouvelle cladogenèse donne automatiquement naissance à deux nouveaux taxons. Ensuite, n'est considéré comme monophylétique qu'un taxon comprenant *tous* les descendants d'une espèce ancestrale donnée et cette espèce elle-même. Les cladistes ont enfin cherché un critère simple permettant de rendre les taxons équivalents dans différents groupes : c'est ainsi qu'a été proposé que le rang d'un taxon soit automatiquement donné par son âge, ou par le nombre de cladogenèses survenues depuis son apparition. Alors que les méthodes classiques de détermination de l'âge des taxons posaient des problèmes importants (voir par exemple la discussion dans DUPUIS, 1979 : 47-50), SIBLEY & AHLQUIST (1982) ont suggéré que l'hybridation de l'ADN permettrait de dater les cladogenèses de manière relativement précise. L'emploi d'un tel critère amènerait par exemple à réunir tous les Primates supérieurs dans un seul genre, ou au contraire à élever le genre de grenouilles *Rana* à l'échelle d'un ordre.

Les systématiciens " synthétistes ", pour leur part (p. ex. : GISIN, 1964, 1966 : MAYR, 1969, 1974 b, 1981), estiment que la conception cladiste de la classification, fondée sur la seule phylogénie, ou plutôt sur une conception restreinte de la phylogénie (ne considérant qu'un seul de ses aspects, la cladogenèse), est singulièrement pauvre. En effet la classification cladiste ne tient pas compte de la divergence, plus ou moins accentuée, entre lignées, qui résulte de l'existence de taux d'anagenèse différents dans des lignées différentes à des époques différentes. Parenté généalogique et similitude génétique ne sont pas équivalentes. Une classification purement généalogique ne donne plus aucune mesure des ressemblances morphologiques, écologiques et génétiques entre les espèces. Elle ne tient pas compte du passage dans des zones adaptatives nouvelles, et de l'accélération des taux d'évolution lors de ces changements écologiques.

Il n'est peut-être pas inutile de signaler que la critique de certains aspects de la classification " monophylétique ", c'est-à-dire basée sur la seule généalogie, avait été faite dans ses grandes lignes de manière très claire et pour ainsi dire " avant la lettre " par BIGELOW (1956 : 146) dans un passage apparemment tombé dans l'oubli et qui mérite d'être cité :

> " Without overlooking the fact that *resemblance reflects phylogeny*, it is well to bear in mind that *difference reflects evolution*, and that the nature and extent of these similarities and differences, not the time during which they have been retained or effected, is the primary concern of evolutionary classification. Organisms whose ancestors evolved very little relative to one another should not be separated merely because evolution has been slow, or grouped with organisms with whom they share a more recent common ancestry despite extensive overall differences that have evolved between them. Évolution is change, not time. If classification is to correspond with evolution, it must be based on the extent of overall difference, not on time. Monophyletic classification is based on *recency* of common ancestry (i.e. on time), and therefore should not be regarded as even a ' theoretical ' ideal. "

CONCEPT SYNTHÉTIQUE

Pour que le nom générique, qui figure dans le binomen latin attribué à chaque espèce, soit utile, il faut qu'il apporte le plus possible d'informations, et d'informations distinctes de celles qu'apporte le nom spécifique. Les trois concepts du genre que nous avons envisagés ont

Source : MNHN, Paris

ceci de commun que le nom générique apporte dans chaque cas peu ou pas d'informations : aucune information définie pour les empiristes, des informations concernant la seule morphologie pour les phénéticiens, et le seul degré de parenté pour les cladistes.

Les partisans de la classification "évolutionniste" (Mayr, 1969, 1974 b, 1981), qu'on pourrait appeler aussi "synthétique" (Gisin, 1964 ; Dubois, 1981 c, 1982 a) ou "quantique" (Gisin, 1966), n'oublient pas que le nom scientifique des espèces s'adresse aussi aux non-systématiciens et doit leur fournir une synthèse des connaissances sur l'évolution et les relations mutuelles des groupes. Bien que ces trois aspects soient liés, il peut être utile de considérer séparément trois types d'informations qui peuvent être apportées par le nom générique : les genres doivent être des unités évolutives, c'est-à-dire des unités génétiques, phylogénétiques et écologiques. Ce sont ces trois aspects que nous allons maintenant examiner plus en détail.

Le genre, unité génétique

Dans son remarquable article "Biological classification: toward a synthesis of opposing methodologies", Mayr (1981) explique fort justement que la démarche classificatoire des tenants de l'école "synthétique" comporte nécessairement plusieurs stades, et commence toujours par une phase de regroupement "par inspection" d'espèces jugées "plus voisines" entre elles que des espèces appartenant á d'autres groupes. Pour ce travail, pendant longtemps ont été employées des méthodes empiriques, mais il est maintenant possible de faire appel aux méthodes plus élaborées de la systématique phénétique numérique, évoquées ci-dessus. Comme nous l'avons vu, ces méthodes permettent de réunir des espèces "ressemblantes". Dans bien des cas, cette ressemblance traduit l'existence d'une forte similitude génétique entre les espèces comparées. Dans la mesure oú l'on élimine les groupes artificiels dus au parallélisme évolutif ou à la convergence (voir ci-dessous), les unités définies par de tels critéres peuvent être interprétées comme des unités génétiques : c'est en tout cas seule cette hypothése qui justifie, dans une perspective évolutionniste, le regroupement d'espéces en vertu de leur similitude morphologique.

D'autres critères que la ressemblance morphologique peuvent être imaginés pour reconnaître des unités génétiques. L'un de ceux-ci est la comparaison des protéines des espéces étudiées, aboutissant á ce qu'il est convenu d'appeler des "distances génétiques". Un des résultats inattendus des recherches qui ont été conduites dans ce domaine ces derniéres années a été la découverte que l'évolution morphologique et la spéciation d'une part, et l'évolution des protéines de l'autre, sont largement indépendantes, et que l'étude des deux catégories de phénoménes peut parfois aboutir á des conclusions contradictoires. La question suivante peut alors se poser : laquelle des deux méthodes d'estimation de la similitude génétique de deux organismes est la plus fiable, la plus significative ? S'agit-il de la mesure donnée par ce qu'il est maintenant convenu d'appeler la "distance génétique", qui repose sur les caractéristiques de certains des génes de structure des espéces étudiées, ou bien de l'estimation donnée par la "distance phénétique" entre ces espéces, qui repose sur un critére plus synthétique, la ressemblance globale des deux phénotypes comparés ? Nous tenterons de répondre á cette question dans le chapitre suivant, oú nous envisagerons également une autre méthode de comparaison des caractéristiques génétiques de deux espèces, l'hybridation interspécifique. Pour le moment nous nous entiendrons ici aux méthodes classiques d'étude de la ressemblance génétique des espéces animales : á cet égard il est certain que la méthode la plus ancienne, la comparaison globale des phénotypes des espéces étudiées, reste, et de loin, la plus généralement employée par les systématiciens. Comme nous le verrons ci-dessous, la raison n'en tient pas seulement à la "paresse" ou au "manque de modernisme" des systématiciens, mais également á des causes plus profondes : bien qu'il paraisse étrange de devoir le préciser, il importe de souligner que, dans bien des cas, le fait que deux organismes aient des phénotypes similaires tient tout simplement au fait qu'ils ont des génotypes similaires, parce qu'ils descendent d'un même ancêtre ! Nous y reviendrons.

Source : MNHN, Paris

Le genre, unité phylogénétique

Ce qui vient d'être dit ne doit pas faire oublier que, bien entendu, la ressemblance de deux organismes peut ne pas être due au fait qu'ils aient des génotypes similaires, conservés depuis un ancêtre commun, mais à des phénomènes de convergence ou de parallélisme évolutif. Pour tous les systématiciens évolutionnistes, il est clair et indiscutable qu'un taxon ne peut être considéré comme " naturel " que s'il correspond á un groupe monophylétique. Ceci signifie qu'il est trés important, dans la construction d'une classification, de tenter d'éliminer le plus complétement possible les groupes artificiels fondès sur des ressemblances entre espèces dues á la convergence, et, dans une moindre mesure, au parallélisme évolutif. Il s'agit ici du deuxième stade décrit par Mayr (1981) dans la construction d'une classification. Les méthodes á mettre en œuvre pour ce faire ont été d'abord décrites par Hennig (1950, 1966), puis par ses disciples, qui les ont considérablement affinées (voir p. ex. : Dupuis, 1979 ; Farris, 1979 ; Wiley, 1981). Elles font maintenant partie des méthodes indispensables pour tout travail de révision taxinomique, surtout á un niveau élevé.

Á l'aide de ces méthodes, la tâche des systématiciens est de tenter autant que possible de reconstituer la phylogénie, et de rejeter impitoyablement les groupes polyphylétiques, pour ne conserver que ceux qui ne le sont pas.

Une mise au point terminologique s'impose ici. Pendant longtemps, et conformément à l'étymologie, les deux termes de *monophylétique* et de *polyphylétique*, tous deux dus á Haeckel (1868), ont été employés par de nombreux systématiciens comme simples antonymes l'un de l'autre : par " groupe monophylétique ", ces auteurs entendaient simplement tout groupe composé d'espèces dérivant d'un même ancêtre, c'est-à-dire tout groupe non polyphylétique. Simpson (1961 : 124) proposa la définition suivante :

> " *Monophyly is the derivation of a taxon through one or more lineages* (temporal successions of ancestral-descendant populations) *from one immediately ancestral taxon of the same or lower rank.* "

Cette définition est inacceptable car insuffisamment rigoureuse et reposant sur les rangs des taxons, c'est-á-dire un critère extérieur á la phylogénie elle-même.

Pour sa part, Hennig (1950, 1966) a proposé une nouvelle définition du monophylétisme [1], définition reformulée par Wiley (1981 : 76) comme suit :

> " A *monophyletic group* is a group of species that includes an ancestral species (known or hypothesized) and all of its descendants. "

Cette définition est rigoureuse et sert de base á la classification cladistique. Toutefois Hennig en la proposant a dépouillé le terme de "monophylétique " de son sens étymologique et initial (monophylétique se définissant par opposition á polyphylétique) pour lui donner un sens tout á fait nouveau (monophylétique s'opposant à la fois á polyphylétique et à paraphylétique). Cette démarche, qui rompt avec la tradition taxinomique antérieure, a en classification des conséquences importantes, et elle a été vivement critiquée par divers auteurs synthétistes (p. ex. : Mayr, 1974 b ; Ashlock, 1980).

En raison de la confusion terminologique introduite par les cladistes dans ce domaine, il s'est avéré nécessaire de créer de nouveaux termes. Ashlock (1971, 1972, 1980), qui a consacré plusieurs excellentes mises au point á cette question, a proposé le nouveau terme de *holophylétique* pour désigner le concept visé par Hennig et ses disciples sous le terme de monophylétique. Malgré cela, les cladistes ont continué á employer le terme de monophylétique pour ce concept, tandis que les auteurs synthétistes pour leur part emploient ce dernier terme dans son sens étymologique. Il en a résulté une

1. Nous préférons ce terme á l'anglicisme " monophylie " (voir Dubois, 1986).

Source : MNHN, Paris

confusion considérable dans la littérature taxinomique contemporaine, ce qui nous a amené (DUBOIS, 1986) à suggérer d'abandonner complètement le terme de monophylétique, d'employer holophylétique pour " monophylétique *sensu* HENNIG ", et le nouveau terme de *homophylétique* pour " monophylétique *sensu* ASHLOCK ". On se reportera à ce dernier travail pour plus de détails sur cette question.

Il est ainsi possible de reconnaître quatre types distincts de taxons, qui peuvent être désignés par quatre termes distincts. En tirant parti des remarques de ASHLOCK (1971, 1972, 1980), FARRIS (1974), PLATNICK (1977) et WILEY (1979, 1981), ces quatre catégories (fig. 1) peuvent être redéfinies de la manière suivante (DUBOIS, 1986) :

(1) Un groupe *homophylétique* (monophylétique *sensu* ASHLOCK) est un groupe qui comprend l'espèce qui en est le plus récent ancêtre commun.

(a) Un groupe *holophylétique* (monophylétique *sensu* HENNIG) est un groupe homophylétique qui comprend tous les descendants de l'espèce qui en est le plus récent ancêtre commun.

(b) Un groupe *paraphylétique* est un groupe homophylétique qui comprend une partie seulement des descendants de l'espèce qui en est le plus récent ancêtre commun.

(2) Un groupe *polyphylétique* (ou hétérophylétique) est un groupe qui ne comprend pas l'espèce qui en est le plus récent ancêtre commun.

FIG. 1. — Phylogramme destiné à illustrer les termes employés dans ce travail. L'axe vertical représente le temps, l'axe horizontal la divergence (génétique, phénétique, écologique, etc.).
(1) Les groupes ABCDE, AC, BDE et DE sont holophylétiques.
(2) Les groupes AB, ABC et ABCD sont paraphylétiques.
(3) Le groupe CDE est polyphylétique.
(4) Les groupes des catégories (1) et (2) sont homophylétiques.
(5) Les groupes des catégories (2) et (3) sont mérophylétiques.

Il serait extrêmement souhaitable, pour clarifier les débats, que l'ensemble des systématiciens, cladistes comme synthétistes, adoptent les termes et définitions ci-dessus, qui n'impliquent en aucune manière l'accord avec les conceptions taxinomiques de l'une ou l'autre école. Dans une telle perspective, les cladistes devraient admettre qu'ils cherchent à reconnaître uniquement des groupes holophylétiques et qu'ils rejettent comme artificiels les groupes polyphylétiques *et* paraphylétiques (groupes *mérophylétiques* ; DUBOIS, 1986). Les synthétistes pour leur part estiment que tous les groupes homophylétiques *peuvent* être légitimes, et que seuls les groupes polyphylétiques doivent être rejetés comme artificiels dans tous les cas.

En effet, en quoi le fait que d'un groupe soit issu un autre groupe changerait-il la nature du groupe initial ? Pour reprendre un exemple fameux, si les Oiseaux n'étaient pas apparus, les Reptiles, incluant les Crocodiles, seraient holophylétiques. L'apparition des Oiseaux les rend paraphylétiques, ce qui n'ôte toutefois aucune réalité aux Reptiles, en tant que groupe homophylétique et correspondant à un " grade " défini. Peu importe à ce titre que les Oiseaux, qui correspondent à un grade nouveau et ont conquis une zone adaptative différente, soient issus de la même souche que les Crocodiles. Comme l'a bien montré MAYR (1974 b), le concept de groupe paraphylétique est dépourvu, pour les synthétistes, de tout intérêt en classification. Cette divergence est sans doute, et de loin, la principale qui existe entre les conceptions cladiste et synthétiste de la classification, ce qui n'a pas toujours été bien perçu : bien des auteurs qui ont discuté la systématique cladistique et comparé celle-ci à la systématique synthétiste (par exemple, récemment en France : GASC, 1978 ; DUPUIS, 1979 ; GÉNERMONT, 1980) n'ont fait qu'effleurer ce problème et l'ont parfois entièrement omis. Le rejet automatique des groupes paraphylétiques procède de l'avis des

Source : MNHN, Paris

synthétistes d'une démarche fausse, tout comme la généralisation de notions formelles comme celles de " groupes fréres ", d' " espéces sœurs ", etc., quand il serait souvent bien plus indiqué de parler de " groupes fils " ou d' " espéces filles ".

La classification, selon les synthétistes, repose donc en partie sur l'arbre phylogénétique mais n'en est pas une traduction automatique. Ainsi seront regroupées dans un même genre des espéces considérées comme très voisines, en raison de leurs diverses caractéristiques, et dérivant toutes d'un ancêtre commun appartenant au genre. Ceci n'implique pas que tous les descendants de cet ancêtre commun soient inclus dans le taxon : en effet certains de ces descendants ont pu diverger considérablement, et ne plus être " trés voisins ", par leurs caractéristiques, des espéces apparentées ; il sera alors légitime de créer pour eux un genre différent, ou plusieurs.

Le critère phylogénétique permet donc de *séparer*, en des genres distincts, des espéces qui présentent des ressemblances morphologiques importantes, dues á des convergences par exemple, mais qui ont des origines phylogénétiques différentes. Ce critére en revanche est insuffisant á lui seul pour décider si diverses espéces de même origine phylogénétique doivent être *regroupées* dans un même genre ou non. Pour ce travail, il faut prendre en compte également les autres critéres évoqués ci-dessus et ci-dessous (unité génétique, unité écologique).

Le genre, unité écologique

Chaque espéce peut être caractérisée par sa *niche écologique*, concept qui renvoie á l'ensemble des interactions entre l'espèce et le milieu, abiotique et biotique, oú elle vit. De la même maniére, les taxons supérieurs peuvent aussi être caractérisés par leur " niche ", celle-ci étant plus " large " que celle de chacune des espéces incluses.

Simpson (1944, 1953) a proposé la formule de *zone adaptative* pour désigner l'ensemble des relations entre groupes d'organismes et leur environnement. Huxley (1958) a popularisé l'emploi du terme *grade* pour désigner les *niveaux d'organisation* correspondant à des zones adaptatives données. On parlera ainsi du grade tétrapode, du grade homéotherme, du grade mammalien, etc. Un grade est un ensemble d'organismes présentant en commun un certain nombre de caractéristiques adaptatives. Un grade peut être polyphylétique.

Inger (1958) a proposé qu'on définisse le genre comme un ensemble d'espéces étroitement apparentées et occupant une même zone adaptative.

Il est important de noter que ce critère ne s'applique qu'aprés les précédents :

— au sein d'un groupe homophylétique (donc dans une même famille) ;
— en accord avec les données concernant la similitude génétique des espéces.

Ce critére s'applique donc au sein d'un ensemble d'espéces " manifestement voisines " par tous les autres critéres, et au sein duquel existent des sous-ensembles (morphologiques), pour tenter d'établir si ces sous-ensembles ont atteint ou non un grade générique.

Une telle conception du genre implique nécessairement que les genres soient séparés par des discontinuités morphologiques. C'était déjà une conception ancienne du genre que d'admettre que de bons genres doivent être séparés par une *discontinuité*, c'est-á-dire qu'il n'existe pas d'espéces *intermédiaires* entre eux. Il était souvent argumenté que l'absence de ces formes intermédiaires était due á l'extinction de celles-ci. Simpson (1961), tout en reconnaissant ce phénoméne, insistait sur le fait que les extinctions, en produisant ces fossés, nous donnaient toutefois un critére *non arbitraire* pour définir les taxons. On peut y ajouter que, dans un grand nombre de cas du moins, les extinctions *ne sont pas aléatoires*. La zone non adaptative qui sépare deux zones adaptatives ne peut être traversée que par des populations transitoires, trés bréves, qui ne laissent en général pas de fossiles, et qui ont un taux d'anagenése trés élevé : d'oú de véritables *sauts évolutifs*.

D'un point de vue pratique, le probléme se pose de savoir comment reconnaître que des ensembles d'espéces occupent des zones adaptatives séparées. L'idéal est de disposer de données précises sur l'écologie des espéces, et en ce sens les travaux d'écologie peuvent apporter un concours précieux á la systématique. Il est vrai que jusqu'á présent les écologistes se sont surtout

Source : MNHN, Paris

penchés sur le concept de niche écologique (voir BLONDEL & BOURLIÈRE, 1979) et ont consacré beaucoup d'efforts à la comparaison des écologies d'espèces étroitement apparentées. On peut toutefois espérer voir se développer dans l'avenir des travaux comparatifs portant sur l'ensemble des peuplements (du type de ceux de HEYER, 1973, 1974, 1976, 1979, de CRUMP, 1974, de BARBAULT, 1974 a, 1974 b, 1980, 1984, de INGER & COLWELL, 1977, de DUELLMAN, 1978 ou de SCOTT, 1982, pour ne prendre que des exemples tirés de la batrachologie et de l'herpétologie), qui pourraient permettre une approche plus élaborée du concept, resté jusqu'à présent assez vague, de zone adaptative, et une estimation plus objective des ressemblances et des divergences écologiques entre espèces d'un même peuplement ou de divers peuplements.

Il faut reconnaître que c'est actuellement encore largement impossible, et que de plus, pour de nombreux groupes d'animaux, on manque de toute donnée de terrain. Dans ce cas il faudra tenter de déduire de la seule morphologie la fonction adaptative des caractères. Il va sans dire que de tels travaux ne peuvent être réalisés que par des spécialistes du groupe, ayant notamment une connaissance des caractéristiques écologiques d'au moins une partie des espèces de celui-ci. Il est certain que dans les groupes dont l'écologie est d'étude difficile, ainsi qu'en paléontologie (du moins dans les groupes qui ne sont connus qu'à l'état fossile et pour lesquels des comparaisons ne peuvent être faites avec des espèces actuelles), les travaux de ce type sont difficiles sinon impossibles à réaliser.

En l'absence de données, il peut être utile de s'appuyer sur l'étude des *convergences* : ainsi un caractère, ou mieux un ensemble de caractères, susceptible d'apparaître indépendamment dans plusieurs lignées, chez des animaux soumis à des conditions de milieu similaires, a des chances d'être adaptatif.

Ce critère invite à donner plus de poids, dans la classification, aux caractères à signification manifestement adaptative, qu'à ceux non clairement adaptatifs. En l'absence d'indications sur sa fonction, mieux vaut éviter de reconnaître un genre pour des animaux qui présentent un caractère morphologique un peu spécial.

Les travaux de INGER (1954, 1958), où l'emploi de critères écologiques était suggéré pour une meilleure identification des genres, n'ont pas fait, malgré les exemples très probants cités par cet auteur, l'unanimité parmi les spécialistes d'Amphibiens. Certains ont accepté favorablement ces propositions et les ont parfois mises en pratique dans leurs propres travaux (POYNTON, 1964, 1976 ; LYNCH, 1970, 1971 ; MARTIN & WATSON, 1971 ; DUBOIS, 1975, 1976, 1980 b, 1981 b, 1983 c, 1987 b ; etc.), tandis que d'autres les critiquaient, parfois durement (LAURENT, 1964 : 145-146 ; 1972 : 5-7, 26-28 ; 1973 ; KLUGE, 1966 ; DUELLMAN, 1977). Ce qui semble avoir échappé à certains de ces contradicteurs est le fait que INGER, contrairement par exemple à ILLIES (1970) (voir ci-dessous), n'a nullement proposé un " concept écologique du genre " (LAURENT, 1972 : 26), mais a simplement suggéré de prendre en compte, quand cela était possible, les informations *supplémentaires* que l'écologie peut fournir. Il est bien évident qu'aucune classification ne saurait reposer sur l'écologie *seule*, en raison des multitudes de convergences qui jalonnent l'évolution biologique ! Quant au fait, parfois invoqué, qu'on ne peut toujours utiliser ce critère, car on ne peut connaître toujours l'écologie des espèces, rien n'est plus vrai, mais, au même titre que les autres critères évoqués plus haut, ou que pour celui de l'hybridabilité discuté ci-dessous, ceci n'interdit pas de l'employer quand c'est possible ! De toute manière l'existence d'un fossé écologique entre genres implique généralement celle d'un fossé morphologique, et les caractères morphologiques concernés sont généralement complexes (INGER, 1958).

Comme nous le verrons ci-dessous, certains critères, et notamment le nouveau critère d'hybridabilité, ne peuvent être utilisés que pour *réunir* des espèces au sein d'un même genre, jamais pour démanteler un genre. Le critère écologique, en revanche, peut être particulièrement utile, lorsque précisément les données de l'hybridation ne s'y opposent pas, pour *séparer* en des genres distincts des espèces morphologiquement proches : c'est le cas par exemple pour les genres d'Amphibiens *Rana* et *Amolops* (INGER, 1954, 1966) ou *Bufo* et *Ansonia* (INGER, 1954, 1958). Le critère est moins utile pour réunir, car autant il peut être aisé de démontrer l'existence d'importantes différences écologiques entre espèces, autant il est difficile, à moins que l'écologie de celles-ci soit particulièrement bien connue, d'être certain qu'il n'existe pas entre elles de différences significatives dans tel ou tel domaine de leur écologie.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

LE PROBLÈME DE LA SIMILITUDE GÉNÉTIQUE

L'histoire de la vie sur terre est l'histoire des organismes, de leurs cellules, et de l'apparition, de la transmission et de l'évolution de la molécule d'ADN. Il s'agit donc d'un processus unitaire, mais non pas pour autant d'un continuum : l'ADN ne peut être échangé, recombiné, qu'entre organismes suffisamment " proches ". Des discontinuités existent, qui permettent de subdiviser l'ensemble des êtres vivants.

À ce titre, l'espèce est une unité génétique bien définie : c'est un pool génique fermé, ou du moins protégé des autres pools semblables (voir Bocquet, Génermont & Lamotte, 1976, 1977, 1980). Le genre, qui regroupe de telles unités disjointes dans la nature, ne peut l'être de la même manière. Est-il possible toutefois de regrouper dans un genre des espèces à génotypes " voisins", ne serait-ce que parce qu'elles descendent d'un même ancêtre ? Cela sera possible si nous disposons d'une estimation de la similitude génétique entre espèces. Plusieurs méthodes peuvent être envisagées pour obtenir une telle estimation : nous allons les examiner successivement.

" Distances " et " identités " génétiques

Pour estimer la ressemblance génétique entre espèces, on pourrait penser tout d'abord à faire appel aux différentes mesures de " distances" et " identités " génétiques qui se sont récemment développées. La majeure partie de ces méthodes repose sur des comparaisons directes ou indirectes de la molécule d'une protéine donnée telle qu'elle se présente chez plusieurs espèces : les méthodes indirectes font appel aux techniques électrophorétiques ou immunologiques, les méthodes directes, bien plus lourdes et coûteuses donc d'emploi bien moins généralisé, à la reconstitution de la structure primaire des protéines (pour une présentation de ces méthodes et des résultats qu'elles permettent d'obtenir, voir par exemple Ayala, 1977).

Les méthodes de mesure de distances génétiques fondées sur les protéines sont d'un grand intérêt car elles nous apportent des informations précieuses pour la reconstitution de la phylogénie d'un groupe donné. En effet les travaux récents indiquent que, du moins pour de nombreuses protéines, l'apparition de différences entre les molécules homologues d'espèces différentes issues d'ancêtres communs se fait à un taux relativement constant pour une protéine donnée et dans un groupe donné, taux qui est fonction du temps écoulé depuis la séparation des deux lignées, et qui est indépendant du taux d'évolution morphologique, ainsi que du taux de spéciation, dans ces lignées. Ces phénomènes sont encore l'objet d'une discussion animée entre biochimistes, mais il semble maintenant bien établi qu'on dispose ainsi d'une *horloge moléculaire de l'évolution* (Zuckerkandl & Pauling, 1962 ; Wilson, Carlson & White, 1977) : à condition de prendre un certain nombre de précautions méthodologiques, il est possible, au sein d'un groupe donné, d'avoir une idée, au moins approximative, du temps depuis lequel les lignées qui ont abouti à deux espèces actuelles sont séparées, simplement en mesurant, par l'une des méthodes évoquées ci-dessus (et notamment celles, d'emploi plus généralisé, qui reposent sur des électrophorèses de protéines ou des techniques immunologiques), la distance génétique qui sépare ces deux

Source : MNHN, Paris

espèces. Cette distance génétique est d'un grand intérêt dans les études de phylogénie, dans la mesure où elle permet d'émettre des hypothèses sur les dates des cladogenèses, et également de déceler certaines convergences morphologiques (p. ex. : MAXSON & WILSON, 1974 ; MAXSON, 1977).

Ces méthodes permettent donc d'avoir une idée de l'âge des lignées dont nous observons de nos jours les descendants. Classer les animaux en fonction de la similitude de leurs protéines reviendrait donc largement à les classer en fonction de l'ancienneté plus ou moins grande de leurs ancêtres communs : une telle démarche serait acceptable d'un point de vue cladistique, mais elle ne l'est pas pour les synthétistes, qui veulent traduire dans la classification, outre les aspects proprement cladogénétiques de l'évolution, les aspects anagénétiques de celle-ci, et donc prendre en compte la plus ou moins grande différenciation holomorphologique qui a pu se produire dans les diverses lignées depuis les cladogenèses qui les ont séparées.

Mais n'obtiendrait-on pas une mesure plus fidèle de la similitude génétique des organismes en comparant directement leurs ADN ? De telles comparaisons directes, à une large échelle, posent bien entendu des problèmes techniques importants, mais il est maintenant possible d'aborder le problème par l'étude de l'hybridation de l'ADN : la mesure quantitative de la réussite de cette hybridation indique le degré de similitude des chaînes comparées (voir p. ex. : HOYER, MCCARTHY & BOLTON, 1964 ; AYALA, 1977 ; SIBLEY & AHLQUIST, 1982 ; DIAMOND, 1983). Il semble de plus que, dans un avenir relativement proche, la comparaison entre des portions de chaînes d'ADN pourra être effectuée de manière directe, grâce aux méthodes récentes qui permettent d'établir la séquence des gènes (ABELSON, 1980). Les données dont on dispose actuellement sur les comparaisons d'ADN dans différentes espèces sont encore peu nombreuses, mais elles semblent indiquer que les mesures ainsi obtenues sont bien plus corrélées avec celles dérivées des comparaisons de protéines, donc avec le temps écoulé depuis la séparation des lignées, qu'avec la divergence holomorphologique survenue pendant ce temps entre les lignées considérées (WILSON, MAXSON & SARICH, 1974 ; SIBLEY & AHLQUIST, 1982). Les ADN de deux espèces données sont cependant sensiblement plus différents que leurs protéines, en raison vraisemblablement de la redondance du code génétique ou de l'existence de différences dans les régions non transcrites de la chaîne d'ADN (KING & WILSON, 1975). Malgré ces différences, nous sommes en gros ramenés au problème précédent.

Il est intéressant de noter qu'avant même que des méthodes existent pour comparer l'ADN des espèces entre elles, certains auteurs avaient eu la clairvoyance de prévoir que la connaissance, même complète, de la structure de l'ADN des espèces serait, quoique bien entendu fort utile, insuffisante à elle seule pour construire une classification des animaux, contrairement à ce que d'autres auteurs pensaient alors (p. ex. SIBLEY, 1962) ou pensent encore (p. ex. SIBLEY & AHLQUIST, 1982). C'est ainsi que SIMPSON (1962 : 502) écrivait :

> " SIBLEY (1962), agreeing with some others, has suggested that the ultimate (*i.e.*, the touchstone?) for classification would be the complete DNA code. Certainly I can think of nothing more desirable as an *addition* to our criteria for classification, but I strongly doubt whether even that most desirable of criteria would be sufficient in itself. At high taxonomic levels, particularly, I suspect that interpretation of DNA resemblances and differences would be as difficult as interpretation of anatomical resemblances and differences and that the two would have to be combined, with each other and with all other classes of data, for the soundest result. "

SIBLEY (1965 : 120) reconnaissait alors implicitement la validité de cette critique en écrivant :

> " Finally, let it be clearly understood that the application of the methods of molecular biology to systematics does not insure the solution of all of our problems. The new techniques provide new kinds of calipers which can measure previously unavailable characters but the interpretation of the data still requires a systematist who knows, appreciates and understands the other available information about the group of organisms he is studying.

Source : MNHN, Paris

The molecular data are enormously exciting, and hold great promise for future discoveries, but they must be viewed as additions to, not substitutes for, what is already known about the genetic relationships and evolutionary history of plants and animals. "

Dans le même esprit, MOORE (1967 : 466-467) soulignait que le nombre d'allèles différents entre deux espèces est insuffisant pour mesurer la divergence génétique entre ces espèces :

" One has to know the consequences of the genic action. A few allelic differences might result in two profoundly different populations; a greater number of allelic differences might result in only trivial differences.
There is no way at the moment to compare the complete genotypes of different individuals, but this may soon become possible with the improvement of techniques for the hybridization of DNA's of diverse origins. This method will be subject to the important restriction mentioned above, namely that all genes are not equal in their effects ."

Pour sa part, MAYR (1970 : 321-322) écrit :

" Indeed, it is becoming increasingly evident that an approach that merely counts the number of gene differences is meaningless, if not misleading.
(...) Nor can species difference be expressed in terms of the genetic bits of information, the nucleotide pairs of the DNA. That would be quite as absurd as trying to express the difference between the Bible and Dante's *Divina Commedia* in terms of the difference in the frequency of the letters of the alphabet used in the two works. The meaningful level of integration is well above that of the basic code of information, the nucleotide pairs. "

LEWONTIN (1974 : 20) exprime des idées voisines en des termes différents :

" To concentrate only on genetic change, without attempting to relate it to the kinds of physiological, morphogenetic, and behavioral evolution that are manifest in the fossil record and in the diversity of extant organisms and communities, is to forget entirely what it is we are trying to explain in the first place. "

Enfin STANLEY (1979 : 56) a lui aussi défendu ce point de vue :

" Genomic components have significance only in terms of phenotypic expression. A bear probably has been transformed into a panda by a few genetic alterations, but the result is an enormous amount of adaptive change, not a little. The notion that rates of evolution ideally should be measured by genomic rather than by morphological parameters (...) excludes from consideration the phenotype, upon which selection operates. We desire to understand the genetic mechanism of major evolutionary transformations of the sort that occurred in the origin of the giant panda, but the kinds of genetic information to be sought can be gleaned only through study of phenotypic change. "

Si nous avons produit ces diverses citations, c'est que, malgré ces quelques prises de position, beaucoup d'auteurs ne sont pas encore conscients de ces problèmes et qu'on trouve encore beaucoup trop souvent des publications où la " distance génétique " fondée sur les protéines est considérée comme une bonne mesure de la ressemblance génétique globale entre les espèces comparées, ce qui est manifestement faux.

La large discordance qui existe entre les ressemblances morphologiques et moléculaires entre espèces (WILSON, CARLSON & WHITE, 1977 ;

Source : MNHN, Paris

CHERRY, CASE & WILSON, 1978) n'a été largement constatée que ces dernières années. Elle pose des problèmes intéressants sur lesquels nous reviendrons, mais notons dés maintenant qu'il ne saurait être question d'attribuer *automatiquement* un rang systématique donné á des ensembles d'espéces ayant entre eux une divergence donnée au niveau moléculaire, comme cela été envisagé et même mis en pratique (p. ex. : WALLACE, KING & WILSON, 1973 ; MAXSON & WILSON, 1975 ; LANZA, CEI & CRESPO, 1976 ; MAXSON, 1976 ; SIBLEY & AHLQUIST, 1982 ; DIAMOND, 1983, pour une série de références sur la " taxonomy by nucleotides ") : cela éliminerait tout un aspect de l'évolution, la divergence morphologique, écologique et autre plus ou moins accentuée et plus ou moins rapide entre espéces généalogiquement voisines. Le fait que les chaînes polypeptidiques humaines soient identiques á plus de 99 % á celles du Chimpanzé (KING & WILSON, 1975), ce qui correspond á la différence qui existe, dans d'autres groupes d'organismes, entre dualspecíes [1], est d'un grand intérêt car il traduit le fait que l'évolution des Hominidae a été particuliérement rapide. Il n'implique nullement toutefois la nécessité de renoncer á classer l'Homme et le Chimpanzé dans deux familles distinctes.

GÈNES DE STRUCTURE ET GÈNES DE RÉGULATION

Malgré leur sophistication, les mesures de similitude génétique que nous avons envisagées ci-dessus ne nous donnent qu'une idée statique et déformée des ressemblances de deux génotypes entre eux. Elles nous informent en effet sur les ressemblances purement *structurelles* entre ces génotypes, mais guére sur leurs ressemblances *fonctionnelles*. Le génotype n'est pas une *somme* de génes simplement juxtaposés. C'est un *ensemble intégré* de génes qui interagissent entre eux (MAYR, 1975, 1982 b). Les caractéristiques biologiques fondamentales d'un organisme sont le résultat de ces interactions, et pas l'addition d'activités géniques isolées. Si donc nous voulons estimer, non pas seulement la parenté des espèces comme le permettent les méthodes moléculaires évoquées plus haut, mais la similitude globale des génotypes, en tant qu'*unités fonctionnelles*, il nous faudra une méthode de mesure qui soit *pondérée*, qui tienne compte du fait que tous les gènes n'ont pas le même rôle, la même importance, dans la construction et le fonctionnement d'un organisme, une méthode qui fasse donc appel á des critéres proprement biologiques, et pas seulement biochimiques ou moléculaires.

La premiére méthode á laquelle on pense á cet égard est celle des comparaisons phénétiques. Il est en effet certain que, dans une certaine mesure, la ressemblance morphologique exprime, de maniére synthétique, la similitude des génotypes, et qu'une classification établie sur la seule base de comparaisons phénétiques constitue en général un trés bon point de départ pour toute classification synthétique (MAYR, 1981). Toutefois, comme nous l'avons vu, cette ressemblance peut être trompeuse (convergence, parallélisme), et par ailleurs elle peut n'être pas du tout corrélée avec les données moléculaires, c'est-á-dire avec une mesure apparemment plus précise, plus fine, des caractéristiques génétiques des formes comparées. Comment résoudre cette contradiction ?

Il faut pour cela faire appel aux développements récents de la génétique, qui indiquent l'importance, jusque-lá méconnue, des génes de régulation, á la fois lors de l'ontogenése d'un individu donné et lors de l'évolution des êtres vivants. Sans entrer dans les détails, pour lesquels nous renvoyons aux revues de ZUCKERKANDL (1976 a, 1976 b), de WILSON, CARLSON & WHITE (1977) et de RAFF & KAUFMAN (1983), nous mentionnerons quelques résultats de ces recherches qui sont particulièrement importants á l'égard du probléme qui nous occupe ici.

Rappelons tout d'abord la distinction fondamentale entre deux types de génes :

— les *génes de structure* codent pour des ARN messagers qui sont eux-mêmes traduits en polypeptides ; une mutation de l'un de ces génes

1. Terme correct pour ce qui a longtemps été appelé " espéces jumelles " ou " espèces cryptiques " (voir BERNARDI, 1980).

Source : MNHN, Paris

entraîne souvent (mais pas toujours, en raison de la nature dégénérée du code génétique) une modification de la structure primaire du polypeptide synthétisé ; ce sont de telles modifications qui sont décelées par les méthodes de comparaison des protéines mentionnées ci-dessus :

— les *gènes de régulation* ont pour rôle de réguler l'expression des gènes de structure : selon la cellule et le moment, ils mettent certains gènes en action, en inhibent d'autres etc. ; une mutation de l'un de ces gènes peut avoir comme conséquence une modification de l'activité de nombreux autres gènes.

La distinction entre gènes de structure et de régulation fut établie expérimentalement par JACOB & MONOD (1961) chez les Bactéries. Par la suite, l'existence de gènes de régulation a également été montrée chez les Eucaryotes : ces gènes sont situés dans les parties " non-codantes " de l'ADN, qui sont de plusieurs types et occupent une proportion importante de l'ADN des Eucaryotes (voir p. ex. : WALKER, 1979 ; RAFF & KAUFMAN, 1983). La définition des gènes de régulation donnée ci-dessus peut paraître vague, mais il est difficile pour le moment d'être plus précis :

> " Considering the complexity of regulation and how little we know of its details, it may be foolish to even attempt to define a regulatory gene. Nevertheless, it is important to have at least a working definition if we are to study the evolution of regulatory genes and their role in adaptation. Thus, let us define a regulatory gene as any gene that directly affects the amount, the tissue distribution, or the developmental profile of another gene product. This working definition tells us, if nothing else, what kinds of phenotypes might result from genetic changes at regulatory loci, namely (a) differences in the levels of a structural gene product in some or all of the tissues of an organism (quantity variants), (b) differences in the presence or absence of the structural gene product in different tissues of the organism (tissue variants), and (c) differences in the time of appearance during development of the structural gene product (temporal variants). It should be clear that these need not be mutually exclusive categories of regulatory gene variants. In fact, in most cases (see below) there is substantial overlap in the phenotypes, e.g., a particular strain may have an elevated level of a structural gene product because that gene becomes active earlier in development. " (MACINTYRE, 1982: 265-266).

Les processus de régulation génétique chez les Eucaryotes sont manifestement trés complexes, et, si des modéles ont déjà été proposés pour tenter de les décrire (ZUCKERKANDL, 1964, 1976 a ; BRITTEN & DAVIDSON, 1969 ; DAVIDSON & BRITTEN, 1973 ; WHITT, PHILIPP & CHILDERS, 1977 ; RAFF & KAUFMAN, 1983 ; etc.), ceux-ci restent sans doute encore des simplifications de la réalité. Malgré le stade encore trés préliminaire des recherches sur la régulation génétique chez les Eucaryotes, il est intéressant de se pencher sur les résultats déjà obtenus.

Le premier résultat important des recherches récentes est la constatation que l'évolution des gènes de régulation et celle des gènes de structure sont largement indépendantes l'une de l'autre. Comme nous l'avons vu, l'évolution des gènes de structure est relativement régulière : pour un gène donné et au sein d'un groupe systématique donné, elle semble en grande partie simplement proportionnelle au temps. L'évolution des gènes de régulation, en revanche, ne paraît nullement manifester la relative régularité de celle des gènes de structure. Il semble que dans certains groupes (les " fossiles vivants "), ces gènes n'ont pas évolué ou guère évolué pendant des centaines de millions d'années, tandis que dans d'autres (par exemple les Hominidae) ils ont évolué extrêmement vite.

La disparité des taux d'évolution des deux types de gènes a été bien mise en évidence chez les Vertébrés par l'équipe de Allan C. WILSON à Berkeley. C'est ainsi que le taux d'évolution de l'albumine semble avoir été sensiblement identique chez les Amphibiens Anoures et les Mammifères Placentaires, alors que l'évolution morphologique a été lente et faible chez les premiers et rapide et importante chez les seconds (WALLACE, MAXSON & WILSON, 1971 ; WALLACE, KING & WILSON, 1973 ; WILSON, SARICH & MAXSON, 1974 ; MAXSON & WILSON, 1975 ; CHERRY, CASE & WILSON, 1978 ; CHERRY *et al.*,

Source : MNHN, Paris

1979, 1982). Selon ces auteurs, l'évolution des phénotypes reflèterait bien plus l'évolution des systèmes de régulation génétique que celle des gènes de structure. Ainsi s'expliquerait que la divergence morphologique et la divergence moléculaire mesurée au niveau des gènes de structure des protéines soient largement indépendantes. Les deux phénomènes expriment des aspects différents du génotype et, du point de vue de l'évolution, la divergence morphologique est un indicateur synthétique de la divergence génétique bien plus important que la divergence au niveau des molécules protéiques. Cette dernière peut être une simple fonction plus ou moins exacte du temps, alors que les modifications morphologiques ont lieu à des vitesses variables et sont liées à l'histoire du groupe, et notamment à l'histoire de ses adaptations.

Il n'est donc pas déraisonnable de penser que c'est l'évolution des systèmes de régulation génétique qui rend compte de la majeure partie de l'évolution morphologique des organismes. Des types nouveaux de structures, d'organes ou d'organismes peuvent apparaître par suite de modifications des systèmes de régulation génétique, mais souvent sans que des différences sensibles soient apparues à l'échelle des gènes de structure.

Comme nous l'avons vu, les chaînes polypeptidiques et les ADN de l'Homme et du Chimpanzé sont identiques à plus de 99 % (KING & WILSON, 1975), bien que ces deux espèces soient extrêmement différentes par leur morphologie, leur développement, leurs capacités comportementales, etc. Les différences entre ces deux espèces seraient dues à des différences dans leurs systèmes de régulation génétique.

Les recherches récentes sur les aspects moléculaires de l'évolution viennent donc éclairer d'un jour nouveau les conceptions déjà anciennes, qu'on trouve par exemple dans les travaux de J. S. HUXLEY, G. G. SIMPSON ou E. MAYR, sur l'existence de taux d'anagenèse différents à différentes époques et dans différentes lignées : ces taux différents d'anagenèse pourraient correspondre à des taux différents d'évolution des gènes de régulation.

La mise au point d'un indice pondéré, synthétique, de similitude génétique, n'est donc pas chose facile. En toute rigueur, un tel indice devrait prendre en considération les cinq types distincts de similitude suivants (ZUCKERKANDL, 1980) : (*i*) similitude *structurelle* des gènes (unités fonctionnelles d'ADN) et de l'ADN dans son ensemble ; (*ii*) similitude *fonctionnelle* des produits directs (ARN) et indirects (protéines) des gènes ; (*iii*) similitude des *types d'interactions* entre gènes, dans différents tissus et à différents moments ; (*iv*) similitude des *aspects quantitatifs* de ces interactions ; (*v*) similitude des *résultantes*, sur les divers plans supramoléculaires, de ces interactions.

Ces facteurs sont encore loin d'être tous analysés et, de plus, nous ne disposons pas encore d'une méthode qui permettrait d'intégrer les résultats des analyses faites sur ces différents plans de manière à obtenir un indice global de similitude. Une mesure synthétique rigoureuse de la similitude génétique de deux organismes est donc pour l'instant impossible, mais des éléments existent pour une telle mesure.

Tout d'abord, comme nous l'avons vu, les techniques biochimiques permettent maintenant d'obtenir une mesure directe ou indirecte de la similitude structurelle des génotypes (*i* ci-dessus) : pourcentage de gènes, ou même de triplets, que les deux organismes ont en commun (qui sont identiques chez les deux). Cette similitude est en général estimée de manière indirecte par la " distance génétique ".

Par ailleurs, la similitude des résultantes (*v* ci-dessus) est largement mesurée par les méthodes phénétiques. L'analyse doit porter sur l'holomorphe, et ne pas se limiter à la morphologie seule.

Mais ces données sont encore insuffisantes : elles ne permettent pas de mesurer la similitude fonctionnelle des génotypes (similitude des systèmes de régulation génétique qui gouvernent l'expression des gènes de structure : *ii* à *iv* ci-dessus).

Il faut notamment souligner que *tous les gènes ne sont pas actifs chez l'adulte* et qu'une mesure des similitudes génétiques entre espèces qui ne reposerait que sur les caractères des adultes serait largement biaisée. Durant l'ontogenèse (embryogenèse et croissance), de nombreux gènes, qui étaient inactifs dans l'œuf et qui le redeviendront chez l'adulte, entrent successivement en activité. En d'autres termes, au cours du développement interviennent des modifications dans les types d'interactions entre gènes et dans les aspects quantitatifs de ces interactions (*iii* et *iv* ci-dessus), qu'il est important de prendre en compte dans toute analyse de similitude génétique.

Source : MNHN, Paris

Les espèces à castes, les animaux à métamorphoses et plus encore les parasites à cycles fournissent une bonne illustration des potentialités variées d'un génotype qui ne se révèlent que successivement ou alternativement. Ainsi par exemple, chez les Trématodes Digènes, miracidium, sporocyste, rédie, cercaire, métacercaire, adulte, sont autant d'avatars qui mettent en évidence l'importance du rôle des systèmes de régulation dans l'expression ou l'inhibition, à divers stades du cycle d'un animal, des diverses potentialités morphogénétiques présentes dans son génotype.

Pour pouvoir prendre en compte, dans la classification des animaux, la ressemblance génétique entre les espèces, il ne faut donc pas se contenter des méthodes " classiques " de mesure des distances " génétiques ", mais il faut aussi disposer d'une méthode d'estimation de la similitude fonctionnelle des génotypes. Jusqu'à présent, une seule méthode, indirecte, a été largement employée par les systématiciens dans ce but : celle de la mesure de la ressemblance holomorphologique globale entre espèces. Nous suggérons ici qu'il existe une deuxième méthode synthétique de mesure de la ressemblance génétique fonctionnelle, qui n'a toutefois guère été employée par les systématiciens. Il s'agit de l'étude d'une expérience, naturelle ou artificielle selon les cas, dont on pourrait tirer grand profit : l'*hybridation interspécifique*.

Hybridation et similitude génétique

L'hybridation des *individus* (et non pas de leurs cellules, de leurs ADN ou autres molécules) est un indicateur *synthétique* souvent négligé mais qui peut être fort utile pour apprécier le *degré de compatibilité biologique* (et non pas biochimique) de deux génomes, *dans un organisme et pour en fabriquer un*, et pour mesurer leur degré de *ressemblance fonctionnelle* (et non pas seulement structurelle). Le fait que deux génomes puissent " se mettre d'accord " et aboutir, ensemble, à " fabriquer " un organisme, indique que, non seulement leurs gènes de structure sont voisins ou du moins compatibles, mais encore que leurs systèmes de régulation génétique sont compatibles (Wilson, Maxson & Sarich, 1974 ; Oliver, 1979). Il s'agit là de l'indice d'une très forte similitude génétique fonctionnelle.

Ce qui est particulièrement significatif dans ce critère est qu'il fait appel à l'ontogenèse de l'organisme, et donc qu'il prend notamment en compte tous les gènes qui n'entrent en activité que pendant une période, parfois très courte, du développement, et sont inactifs chez l'adulte.

Il faut souligner la différence qui existe entre l'hybridation des individus et l'hybridation cellulaire. L'hybridation cellulaire consiste à réunir, en culture de tissus, au sein d'une même cellule des chromosomes de deux espèces différentes. De tels hybrides cellulaires peuvent être réalisés entre espèces extrêmement éloignées, telles par exemple que l'Homme et le Moustique *Aedes aegypti* (Zepp *et al.*, 1971). Ces cellules hybrides vivent et se divisent pendant plusieurs générations, car elles ne se trouvent pas dans l'obligation de se développer et de constituer un organisme. Il est vraisemblable que peu de gènes sont actifs dans ces cellules par rapport à l'ensemble des gènes qui interviennent tout au long de l'ontogenèse d'un individu.

En revanche l'hybridation des individus ne réussit en général qu'entre espèces jugées, par tous les autres critères biologiques, relativement voisines ou très voisines. Depuis le zygote jusqu'à l'adulte, ces organismes hybrides sont capables de mettre en activité, les uns après les autres et de façon coordonnée, leurs différents gènes et systèmes de régulation génétique sans provoquer une létalité. C'est une très forte indication que les deux espèces sont proches parentes et ont une grande similitude génétique globale.

L'hybridation classique (croisement de deux individus et obtention d'un zygote hybride) n'est d'ailleurs pas la seule méthode permettant de mesurer cette compatibilité génétique entre espèces. D'autres méthodes plus récentes seraient susceptibles de fournir des données intéressantes à ce sujet. Les principales de ces méthodes, discutées en détail ailleurs (Baltzer, 1952 ; Fankhauser, 1955 ; Moore, 1955 ; Brachet, 1957 ; Briggs &

Source : MNHN, Paris

KING, 1959 ; CHEN, 1967 ; C. L. GALLIEN, 1970 ; L. GALLIEN, 1972 ; SUBTELNY, 1974 ; DANIELLI & DIBERARDINO, 1979 ; DIBERARDINO, 1980) sont les suivantes :

— la fabrication d'hybrides haploïdes : aprés fécondation de l'ovule de l'espéce A par un spermatozoïde de l'espéce B, et avant l'amphimixie, le pronucleus femelle est retiré de l'œuf ; celui-ci se développe donc avec un cytoplasme A et un seul lot de chromosomes B ; chez les Amphibiens, MOORE (1967) a démontré que ce systéme était plus sensible que l'hybridation normale pour déceler les incompatibilités génétiques entre espéces ;

— le redoublement du stock de chromosomes paternels dans l'œuf de l'expérience précédente ; celui-ci se développe donc avec un double stock de chromosomes B dans un cytoplasme A ;

— la fabrication d'hybrides polyploïdes, par exemple en fécondant un ovule diploïde A par un spermatozoïde B ; diverses autres combinaisons sont également possibles, et permettent une étude fine des conséquences développementales de la présence de différentes doses de chromosomes des deux espéces parentales dans l'œuf ;

— la transplantation nucléaire : un noyau diploïde d'une espéce B est introduit dans un œuf énucléé de l'espèce A ;

— l'injection de cytoplasme d'une espéce B dans un œuf d'une espéce A ou dans un œuf hybride : il est alors possible d'étudier l'effet sur le développement de différentes doses cytoplasmiques, et non plus chromosomiques (ANSEVIN & WILLIAMS, 1974 ; AIMAR & DELARUE, 1976 ; AIMAR, 1977 ; DELARUE, 1977 a, 1977 b ; AIMAR, DELARUE & VILAIN, 1981) ;

— la greffe de tissus d'hybrides létaux sur des embryons viables : cela permet de déterminer si la létalité de ces hybrides est due à des facteurs présents dans tous les tissus de l'hybride, ou au contraire présents dans certains tissus seulement, à partir desquels par exemple des substances toxiques pourraient diffuser dans l'ensemble de l'embryon et entraîner sa mort ;

— la culture *in vitro* de tissus ou de cellules hybrides.

Toutes ces techniques sont d'un grand intérêt. Malheureusement elles n'ont été employées qu'à petite échelle dans des travaux expérimentaux de biologie du développement portant sur les relations nucléo-cytoplasmiques et effectués dans des groupes limités d'animaux, principalement des Amphibiens. Elles ne peuvent donc faire l'objet d'un emploi général en zoologie, et nous ne prendrons donc en compte dans ce qui suit que les résultats de l'hybridation classique. Toutefois, afin de bien interpréter ces résultats et de pouvoir les utiliser en systématique, il nous faut rappeler les différents types de phénoménes qui ont été observés lors des hybridations interspécifiques d'animaux : c'est à cette question que sera consacré le prochain chapitre.

Source : MNHN, Paris

QUELQUES GÉNÉRALITÉS SUR L'HYBRIDATION ANIMALE

Les mécanismes d'isolement interspécifique

Les espèces sont des pools géniques protégés, qui conservent leur identité génétique grâce á l'existence de facteurs ou de mécanismes d'isolement interspécifique. Il importe en effet de distinguer les *mécanismes biologiques d'isolement* proprement dits des *facteurs exogénes d'isolement*, car ces derniers ne sont pas déterminés par le patrimoine génétique des espéces mais par des conditions externes, étrangéres aux espéces elles-mêmes. Quant aux mécanismes d'isolement, ils sont de deux types : les mécanismes d'isolement *pré-éjaculatoires* et *post-éjaculatoires*.

D'autres noms ont été donnés aux deux derniéres catégories, mais ils sont inadéquats pour les raisons suivantes : les termes pré- et postcopulatoire ne s'appliquent pas aux animaux chez lesquels il n'existe pas de copulation au sens strict (Dubois, 1977 b) ; les termes pré- et postreproducteur, trop imprécis, et pré- et postzygotique, plus précis, ne conviennent pas, car les gamétes des individus des deux sexes peuvent être émis sans que cela soit suivi de la formation de zygotes. Il importe particuliérement, dans les populations naturelles, que les gamétes soient ou non émis, car si l'hybridation est un échec ceux-ci auront été gaspillés inutilement ; la sélection naturelle agira donc dans le sens du renforcement des mécanismes d'isolement intervenant avant l'émission des gamètes (Mecham, 1961 ; Watson & Martin, 1968 ; Littlejohn, 1969 ; Dubois, 1983 a). Nous proposons d'employer le terme d' " éjaculation " pour désigner l'émission des gamétes des deux sexes, pas seulement mâles ; cet emploi est conforme á l'étymologie, le verbe latin *ejaculare* signifiant " projeter avec force un liquide sécrété par l'organisme ", pas nécessairement le sperme. De plus, chez de nombreuses espèces animales, les deux types de gamétes sont émis en même temps, à un moment donné de l'accouplement, qui peut être qualifié d' " éjaculatoire ". La classification des mécanismes d'isolement présentée ici place la dichotomie principale entre mécanismes pré- et post-éjaculatoires, plutôt qu'entre pré- et postzygotiques, catégories qui existent aussi mais comme subdivisions de la catégorie post-éjaculatoire.

Facteurs exogènes d'isolement

Barriéres géographiques

Les individus de deux populations allopatriques n'étant jamais amenés á se rencontrer, il n'existe bien entendu pas de possibilité d'hybridation entre eux.

Barrières temporelles

De même, les individus appartenant á deux populations allochroniques ne sont pas non plus susceptibles de s'hybrider : c'est le cas des espéces fossiles de différentes époques entre elles ou par rapport aux espèces actuelles, mais l'échelle de temps considérée peut aussi être très bréve.

Source : MNHN, Paris

Mécanismes biologiques d'isolement

Mécanismes pré-éjaculatoires

Ils interdisent l'accouplement et/ou l'émission des gamétes des individus des deux sexes des deux espéces.

Mécanismes écologiques

Ils peuvent être *spatiaux* (les deux espèces ayant des habitats ou des lieux de reproduction différents), *temporels* (les deux espèces ayant des périodes d'activité ou de reproduction différentes, saisons différentes ou simplement périodes différentes de la journée), ou les deux réunis. Dans ce cas, les animaux des deux espèces ne se rencontrent pas, du moins lors de leur reproduction.

Mécanismes éthologiques

Les animaux des deux espéces peuvent se rencontrer, mais ne se reproduisent pas entre eux, pour l'une des raisons suivantes :

— absence totale d'attractivité des animaux des deux espèces les uns pour les autres ;

— les animaux d'un sexe (généralement les mâles) d'une espéce sont attirés par ceux de l'autre sexe de l'autre espéce, mais ceux-ci les repoussent et refusent l'accouplement ;

— les animaux des deux sexes sont attirés, les préliminaires á l'accouplement commencent, mais ne vont pas jusqu'au bout par suite de différences trop importantes entre les parades nuptiales ou d'autres caractéristiques (morphologie, couleurs, etc.) des deux espéces.

Parmi les mécanismes éthologiques d'isolement on peut citer, selon le sens physique auquel ils font appel :

— ceux qui impliquent l'ouïe : spécificité des chants d'appel sexuel (*mating calls*) ;

— ceux qui impliquent la vue : spécificité des couleurs, de la forme, de la taille et autres caractères morphologiques visibles ; spécificité des comportements de parade sexuelle ; spécificité des signaux lumineux chez certains animaux nocturnes ;

— ceux qui impliquent le toucher : spécificité de la forme, de la taille, de la texture, du mouvement ;

— ceux qui impliquent les sens chimiques : spécificité des phéromones sexuelles ou d'autres stimulus chimiques.

Mécanismes mécaniques

Dans ce cas l'accouplement débute mais n'aboutit pas á l'émission des gamétes, car les organes copulateurs des deux espéces ne sont pas compatibles et ne permettent pas une copulation complète. La taille peut être á elle seule un facteur d'isolement mécanique : un mâle et une femelle de tailles trop dissemblables ne parviennent pas toujours á une copulation réussie malgré l'absence de mécanismes éthologiques d'isolement entre eux.

Mécanismes post-éjaculatoires

Ces mécanismes agissent aprés l'émission des gamétes. La classification qui suit est fondée sur les résultats des nombreux travaux effectués sur l'hybridation interspécifique dans divers groupes animaux, notamment les Echinodermes, les Insectes, les Téléostéens et les Amphibiens (Montalenti, 1938 ; Moore, 1955 ; Stebbins, 1958 ; Cousin, 1967 ; Blair, 1972 b ; etc.).

Mécanismes prézygotiques

Dans ce cas l'émission des gamétes des deux sexes, ou au moins des gamétes mâles, a lieu, mais ceux-ci meurent avant d'entrer en contact, ou entrent en contact mais sans aboutir à une vraie fécondation. Plusieurs situations distinctes peuvent se rencontrer dans cette catégorie :

Source : MNHN, Paris

— Absence d'attraction des spermatozoïdes par les ovules : ce cas peut se présenter chez des animaux aquatiques où les gamètes sont émis directement dans l'eau sans copulation.

— Destruction ou immobilisation des spermatozoïdes dans les voies génitales femelles, notamment à la suite d'une réaction antigénique de la femelle à leur égard.

— Incapacité des spermatozoïdes à traverser la gangue de l'ovule, qu'ils soient arrêtés ou tués par la gangue, ou que fassent défaut dans celle-ci certains facteurs indispensables à la pénétration du spermatozoïde dans l'ovule lui-même (voir ELINSON, 1974).

— Le spermatozoïde ne pénètre pas dans l'ovule mais entraîne l'activation de celui-ci, qui peut ensuite se développer par *gynogenèse* et donner éventuellement naissance à des *faux-hybrides* haploïdes ou même diploïdes (dans le cas où l'ovule était diploïde ou dans celui où un redoublement du stock maternel de chromosomes a eu lieu après l'activation et avant la première division de l'œuf).

— Le spermatozoïde pénètre dans l'ovule mais l'amphimixie n'a pas lieu. La chromatine paternelle ne se différencie pas en chromosomes, elle dégénère et est ensuite détruite ou expulsée de l'œuf. Celui-ci peut dans ce cas aussi éventuellement se développer et donner naissance à un faux-hybride.

Mécanismes postzygotiques

Ces mécanismes agissent uniquement lorsqu'il existe un vrai zygote, c'est-à-dire lorsque la fécondation a été complète et qu'il y a eu amphimixie (ou caryogamie) entre les pronucleus mâle et femelle. Lors des expériences d'hybridation qui ont été réalisées dans l'ensemble du régne animal, tous les intermédiaires ont été observés entre l'amphimixie suivie d'aucun développement et l'obtention d'hybrides adultes, féconds et normaux en tous points :

— Amphimixie suivie d'aucun développement.

— Amphimixie suivie de l'élimination ultérieure, précoce ou tardive, totale ou partielle, de la chromatine paternelle. Il peut y avoir, ici aussi, développement de l'œuf avec le seul stock maternel de chromosomes (ce qui donne naissance à un autre type de faux-hybride), ou encore avec le stock maternel et une partie du stock paternel (ce qui donne naissance à un hybride aneuploïde ou " hybride partiel ").

— Amphimixie suivie d'un développement du zygote hybride diploïde. Chez les Amphibiens, les différents cas suivants peuvent encore être distingués :

- Développement jusqu'à la fin du stade blastula, l'embryon ne parvenant pas à effectuer la gastrulation.
- Blocage du développement lors d'un stade embryonnaire ultérieur : gastrulation, neurulation, stade bourgeon caudal.
- L'éclosion a lieu mais les larves sont anormales (œdèmes, microcéphalie, etc.), ne se nourrissent pas et meurent.
- Les larves sont apparemment normales, se nourrissent et grandissent mais meurent après un certain temps.
- Incapacité à franchir le cap de la métamorphose.
- La métamorphose a lieu mais les jeunes Amphibiens sont anormaux et meurent très vite.
- Dans les autres cas, les animaux qui ont franchi le cap de la métamorphose atteignent en général l'âge adulte. Plusieurs cas sont alors encore possibles :

  * Les adultes sont viables mais présentent des anomalies somatiques diverses pouvant interférer avec leur survie ou leur reproduction.
  * Les adultes des deux sexes sont inégalement représentés (déséquilibre de la sex-ratio) et parfois un des deux sexes fait totalement défaut.
  * Les adultes des deux sexes ne sont pas féconds.
  * Les adultes d'un seul sexe ne sont pas féconds.
  * Les adultes sont féconds mais leurs descendants (en F2 ou en backcross) manifestent certaines des anomalies décrites ci-dessus pour la F1 : blocage du développement à un certain stade, anomalies, infécondité.
  * Les adultes sont viables et féconds mais manifestent une répression de leur activité génique à certains locus.
  * Enfin, les adultes sont viables, féconds et normaux en tous points, et leur descendance elle-même est normale.

Il existe enfin quelques autres types de mécanismes d'isolement postreproducteurs postzygotiques, qui ne mettent pas en jeu des mécanismes

Source : MNHN, Paris

internes au zygote ou à l'embryon mais des facteurs externes à celui-ci. Nous en citerons deux :

— L'embryon hybride peut mourir au stade de l'éclosion, par exemple parce qu'il est incapable de sortir de la gangue de l'œuf (ELINSON, 1974).

— Chez les animaux vivipares, notamment les Mammifères, la mère peut développer une réaction antigénique à l'égard des embryons qu'elle porte et fabriquer contre eux des anticorps qui entraînent l'avortement (voir p. ex. : MEDAWAR, 1953 ; BILLINGTON, JAMES & KIRBY, 1968 ; KERR, 1968 ; CLARKE & HETHERINGTON, 1972 ; MAXSON, SARICH & WILSON, 1973 ; WILSON, MAXSON & SARICH, 1974 ; GUTTMAN, 1985).

QUELQUES RÈGLES GÉNÉRALES DÉGAGÉES DE L'ÉTUDE DES HYBRIDES

L'étude de l'hybridation artificielle chez les animaux, notamment chez les Insectes, les Echinodermes et les Amphibiens, a permis de dégager un certain nombre de règles générales (MONTALENTI, 1938 ; MOORE, 1955 ; STEBBINS, 1958 ; COUSIN, 1967 ; BLAIR, 1972 b ; etc.). Nous n'en évoquerons ici que quelques-unes, celles qui présentent un intérêt pour le systématicien désireux de tirer parti des faits d'hybridation pour l'établissement d'une classification supraspécifique des animaux.

VARIABILITÉ DES RÉSULTATS AU SEIN D'UN CROISEMENT DONNÉ

Lors d'un même type de croisement (par exemple entre le mâle d'une espèce A et la femelle d'une espèce B), il est fréquent que les résultats de séries expérimentales différentes manifestent entre eux des différences sensibles. Selon les cas, ces différences peuvent être attribuées à des variations géographiques dans les caractéristiques génétiques des espèces croisées (animaux d'une même espèce mais provenant de régions éloignées de l'aire de répartition de l'espèce, ou même de populations différentes dans une même région), ou simplement à des différences génétiques individuelles (animaux différents d'une même population). Cette variabilité se retrouve dans la grande majorité des phénomènes biologiques et n'a donc rien pour nous surprendre, mais il faut en tenir compte dans l'interprétation des résultats : il est très important, dans ce domaine comme dans tous les autres en biologie, de ne pas se contenter d'une observation unique, mais de multiplier autant que possible les observations, donc ici les croisements, du même type.

Il existe lors des croisements naturels comme artificiels de nombreuses possibilités de perturbation exogène de la fécondation et du développement des hybrides. Dans bien des cas l'échec du développement des hybrides est dû à de tels artefacts. C'est une des raisons pour lesquelles les résultats négatifs de l'hybridation doivent toujours être acceptés avec réserve.

BLAIR (1972 b) et ses collaborateurs ont fait une étude très approfondie de l'hybridation interspécifique au sein d'un genre cosmopolite d'Amphibiens Anoures, le genre *Bufo* (Crapauds vrais). Ils ont effectué des centaines de croisements et élevé des milliers d'hybrides. Ils ont ainsi pu constater cette variabilité des résultats pour un même type de croisements. BLAIR (1972 b) estime qu'une part importante des échecs de développement peut être attribuée aux difficultés d'élevage, aux maladies et autres artefacts. C'est pourquoi pour un type donné de croisements le résultat dont BLAIR (1972 b) tient compte lors des analyses ultérieures est non pas la moyenne des résultats observés, ni même les extrêmes, mais uniquement le *meilleur résultat* observé (" best result ").

En réalité, la variabilité des résultats n'est pas due seulement aux artefacts introduits par l'homme, mais aussi à la variabilité génétique

Source : MNHN, Paris

propre aux espèces, populations et individus ; il est toutefois difficile, sinon impossible, de faire la part des deux types de variabilité. De plus, comme nous le verrons, l'échec du développement peut être causé par des facteurs génétiques très simples et peu significatifs (un seul gène peut être suffisant), et a bien moins de signification génétique, phylogénétique et taxinomique que la réussite du développement d'un hybride. Il est donc justifié de généraliser la méthode de Blair (1972 b) et de ne considérer dans la suite de ce travail, pour un croisement donné, que le meilleur résultat observé.

Étude des croisements réciproques

On pourrait penser que le facteur principal sinon unique qui est responsable de l'échec du développement des hybrides est le fait que les génomes paternel et maternel ne parviennent pas ensemble à fontionner convenablement et à induire un développement normal de l'embryon. Ce phénomène existe, bien entendu, mais un autre phénomène intervient, dès le début du développement, dans beaucoup de cas d'hybridation létale : il s'agit de l'incompatibilité entre les chromosomes paternels (apportés par le noyau du spermatozoïde) et le cytoplasme de l'ovule.

Le cytoplasme de l'ovule a été synthétisé durant l'ovogenèse, c'est-à-dire sous le contrôle des gènes maternels seuls. Il comporte notamment des ARN messagers dont le rôle est très important dans les premiers stades du développement. Les gènes paternels, ou certains d'entre eux, s'avèrent souvent incompatibles avec ce cytoplasme, ce qui entraîne un échec du développement. Ce phénomène a été mis en évidence par de multiples méthodes, et il a pu être montré que l'incompatibilité entre le cytoplasme de l'ovule et les gènes paternels pouvait être de plusieurs types (voir notamment Stebbins, 1958). Sans entrer dans les détails, soulignons que l'importance de ce phénomène apparaît en particulier très clairement dans le cas des croisements réciproques.

Il est en effet très fréquent que, lorsque l'on croise deux espèces A et B, le résultat soit différent selon que le croisement a été effectué dans le sens femelle A par mâle B ou dans le sens femelle B par mâle A. Parfois un seul de ces deux croisements donne naissance à des hybrides viables, parfois un seul donne naissance à des animaux féconds, parfois les deux donnent naissance à des animaux dont le développement se bloque à des stades différents, etc.

Dans les deux types de croisements le matériel génétique présent dans le zygote est le même : un lot de chromosomes (et de gènes) A et un lot de chromosomes (et de gènes) B. Ce qui diffère est seulement le cytoplasme dans lequel se trouvent ces chromosomes. Les expériences démontrent que le même génotype hybride AB peut être capable de donner un développement normal dans un cytoplasme A, mais incapable de le faire dans un cytoplasme B (pour l'analyse détaillée d'un cas de ce type, voir Elinson, 1981).

Pour le systématicien, nous l'avons vu, les résultats positifs de l'hybridation comptent plus que les négatifs. Dans les cas où les croisements réciproques donnent des résultats différents, il sera donc indiqué de ne retenir cette fois aussi que le " best result ", celui des deux croisements qui donne le meilleur résultat.

Les principaux stades d'échec de l'hybridation

Malgré la grande diversité des stades d'échec du développement des hybrides que nous avons évoqués ci-dessus, certains de ces stades sont plus significatifs et plus importants que d'autres à considérer, car le blocage développemental a lieu de manière préférentielle à leur niveau. Nous insisterons ici seulement sur trois d'entre eux, qui sont les plus fréquents et les plus généraux dans l'ensemble du règne animal.

Source : MNHN, Paris

Blocage du développement à la fin du stade blastula

Dans un grand nombre d'hybridations interspécifiques, notamment chez les Amphibiens, le développement jusqu'à la fin du stade blastula se déroule normalement. À y regarder de près, on peut constater qu'il ressemble très étroitement au développement d'œufs normaux (non hybrides) de l'espèce maternelle, si celui-ci manifeste des différences par rapport à celui de l'espèce paternelle. On a pu démontrer par diverses méthodes que la segmentation de l'œuf d'Amphibien jusqu'à la fin du stade blastula s'effectuait sans intervention du noyau de l'œuf, ou avec une intervention très limitée de celui-ci. Ce qui est déterminant est alors le cytoplasme de l'œuf : la segmentation est déterminée principalement ou entièrement par les produits génèques transcrits durant l'ovogenèse à partir des gènes maternels et présents sous forme d'ARN messagers dans le cytoplasme de l'ovule.

Ce n'est qu'à partir du début de la gastrulation que commence l'activation massive des gènes des noyaux de l'embryon, et donc, en plus des gènes maternels, des gènes paternels. C'est souvent à partir de ce moment que l'incompatibilité entre les deux génomes paternel et maternel, ou entre le génome paternel et le cytoplasme maternel, se manifeste, et c'est pourquoi un blocage du développement est observé à ce stade dans de nombreux cas d'hybridation animale, notamment chez les Amphibiens.

Le fait que deux espèces puissent donner des hybrides viables jusqu'à la fin du stade blastula n'a donc pas grande signification génètique ou phylogènètique et est de peu d'intérêt pour le systèmaticien.

Blocage du développement à un stade embryonnaire ultérieur au stade blastula

Ce blocage peut avoir lieu pendant la gastrulation, la neurulation, ou au-delà. Il est clair que ce phènomène traduit une incompatibilité, soit des génomes paternel et maternel entre eux, soit entre le génome paternel et le cytoplasme hybride, soit encore les deux phènomènes rèunis. Toutefois, dans le détail, les causes et les modalités de l'inviabilité des hybrides peuvent être multiples (voir notamment STEBBINS, 1958) et l'échec du développement à ces stades est donc d'interprétation difficile.

Cet échec peut dans certains cas être dû à un seul gène lètal, comme le démontre de manière particulièrement frappante la description récente du gène *Lhr* (" Lethal hybrid rescue ") de *Drosophila simulans* (WATANABE, 1979 ; TAKAMURA & WATANABE, 1980). Depuis la découverte de cette dernière espèce (STURTEVANT, 1919, 1920), on sait que le croisement entre femelle de *Drosophila melanogaster* et mâle de *Drosophila simulans* ne donne que des hybrides femelles, alors que le croisement réciproque ne donne que des hybrides mâles, le développement de l'autre sexe étant bloqué durant les stades larvaires. Toutefois les hybrides des deux sexes porteurs du gène *Lhr* sont viables dans les deux types de croisements. Ce gène constitue donc à lui seul un mècanisme postzygotique d'isolement efficace entre les deux espèces de *Drosophila*, mais, " à part ce gène ", celles-ci restent génètiquement très voisines, leurs génomes étant compatibles et pouvant ensemble induire un développement normal :

> " In the evolution of *melanogaster* and *simulans* into separate species there must have a stage in which the hybrids of both sexes were viable. Then, at a later stage the unisexual inviability that now characterizes the hybrids somehow arose. It is very likely, in view of the results reported in this paper, that this was a mutation from *Lhr* to *Lhr*⁺ and, if so, then the *Lhr* gene represents an evolutionary step backward. This encourages the search for other mutants which reverse the evolutionary process of reproductive isolation ". (WATANABE, 1979: 330-331).

Si l'inviabilité des hybrides est de signification peu claire, en revanche la réussite du développement des hybrides traduit sans ambiguïté l'absence d'incompatibilité majeure entre les deux génomes mis en présence et le cytoplasme et a donc une claire signification, sur laquelle nous reviendrons.

Chez les Amphibiens, l'expèrience a montrè

Source : MNHN, Paris

que dans bien des cas, lorsque le développement s'est effectué de manière harmonieuse, ou quasi harmonieuse, jusqu'au stade bourgeon caudal, il se poursuit ensuite normalement : les blocages aux stades de l'éclosion, du développement larvaire, de la métamorphose et de la croissance après la métamorphose existent, mais ils sont plus rares et sans doute moins significatifs.

Infécondité des hybrides

Dans beaucoup de croisements, les hybrides F1 atteignent l'âge adulte mais s'avèrent alors inféconds, ou bien donnent naissance á des descendants (hybrides F2 ou croisements en retour avec l'une des deux espéces parentales) non viables, ou anormaux, ou inféconds.

Sans entrer, ici non plus, dans les détails, signalons que les causes de cette infécondité peuvent être multiples, mais traduisent toutes fondamentalement le même phénoméne que la non viabilité des hybrides F1 : il s'agit d'un déséquilibre, d'une incompatibilité entre les deux génomes parentaux et/ou du génome paternel et du cytoplasme de l'hybride. Rappelons toutefois qu'il existe deux types principaux de stérilité hybride, la stérilité génique (ou développementale), due à une incompatibilité des génes des deux espèces hybridées, et la stérilité chromosomique, due à l'existence de différences de structure entre les chromosomes des deux parents. Rappelons aussi que dans de nombreux cas oú les hybrides d'un seul sexe s'avérent non víables ou stériles, il s'agit souvent, mais pas toujours, du sexe hétérogamétique (règle de HALDANE, 1922). On trouvera une excellente discussion détaillée des problémes liés à la stérilité des hybrides F1 ou F2, ou de la non-viabilité des hybrides F2, dans le travail de STEBBINS (1958).

Comme on le voit, le fait qu'un hybride adulte soit infécond peut être dû à un grand nombre de causes. Il est établi que certaines de celles-ci ne font pas appel á des facteurs génétiques nombreux et complexes, et que parfois, comme pour la non-viabilité des hybrides F1, un seul gène peut être en cause. Dans d'autres cas, cette infécondité procéde " simplement " du fait que les espéces croisées n'ont pas le même degré de ploïdie (par exemple dans le croisement d'une espéce diploïde avec une espèce tétraploïde issue de la première) : malgré la trés grande similitude de ces deux espèces au niveau génique, leur hybride, quoique parfaitement viable jusqu'au stade adulte, n'est pas fécond.

L'infécondité des hybrides ayant une signification peu claire, il semble préférable de ne pas la prendre en compte lors d'un travail á préoccupation taxinomique.

EXPRESSION GÉNIQUE CHEZ LES HYBRIDES

Assez récemment, divers travaux ont été consacrés à l'étude, à l'aide d'électrophoréses de protéines, de l'expression génique chez des hybrides d'Insectes et de Vertébrés (voir les références données par DUBOIS, 1983 a : 51, ainsi que DICKINSON, 1980 a, 1980 b ; PHILIPP, PARKER & WHITT, 1983 ; DICKINSON, ROWAN & BRENNAN, 1984 ; PASDAR, PHILIPP & WHITT, 1984 ; PASDAR *et al.*, 1984 ; PARKER, PHILIPP & WHITT, 1985 a, 1985 b).

Lorsque les deux espèces parentales possédent des alléles différents et électrophorétiquement décelables, il est possible d'étudier chez les hybrides l'expression des alléles dus aux deux parents. Plusieurs types de résultats sont alors obtenus :

— expression synchrone des deux allèles parentaux : il s'agit du résultat le plus général, qui est obtenu, pour certains gènes du moins, même chez des hybrides réalisés entre espèces estimées relativement éloignées par les systématiciens, par exemple classées dans des tribus différentes (WHITT, CHILDERS & CHO, 1973) ;

— expression retardée de l'un des alléles (généralement l'alléle paternel), qui ne devient actif qu'à un stade de développement plus tardif que l'autre allèle ;

— absence d'expression de l'un des alléles, qui est dit *réprimé* : il s'agit le plus souvent de l'alléle paternel, plus rarement de l'alléle maternel et enfin parfois des deux alléles d'un gène donné.

Source : MNHN, Paris

Il existe une relation assez lâche entre le degré de répression allélique et les relations systématiques entre espèces croisées. Ainsi chez les Téléostéens, WHITT, CHILDERS & CHO (1973) ont-ils constaté qu'il n'existe en général aucune répression allélique entre espèces d'un même genre, et que le nombre d'allèles réprimés tend à augmenter avec la distance systématique entre espèces (appartenant à des genres différents, des tribus différentes, etc.). Mais il y a des exceptions à cette " règle " (voir p. ex. LUCOTTE & DUBOUCH, 1980).

CONSÉQUENCES QUANT À L'EMPLOI DE L'HYBRIDATION EN SYSTÉMATIQUE

Ce qui intéresse le systématicien dans l'étude de l'hybridation, ce sont les informations que celle-ci peut lui apporter quant à la *ressemblance des génomes* des deux espèces hybridées. La mesure de cette ressemblance génétique pourra être employée lors d'estimations de la parenté phylogénétique de ces espèces et de leur plus ou moins grande divergence génétique depuis leur séparation, et pour la construction d'une classification supraspécifique.

Étant donné cet objectif, il nous faudra, d'une part tenter d'éliminer le plus grand nombre possible des facteurs " parasites " qui interfèrent avec l'hybridation, pour ne plus laisser subsister que les phénomènes qui peuvent effectivement être expliqués par les ressemblances structurelles et fonctionnelles entre les génomes des deux espèces comparées, d'autre part disposer de méthodes permettant de s'assurer que l'on a bien obtenu de vrais hybrides diploïdes entre ces deux espèces.

ÉLIMINATION DES FACTEURS " PARASITES " INTERFÉRANT AVEC L'HYBRIDATION

Divers types de méthodes pourront être employées pour tenter de supprimer ces facteurs " parasites ", et ceci en fonction de la nature de ceux-ci. Plusieurs cas peuvent être distingués :

— Cas où les facteurs et mécanismes d'isolement pré-éjaculatoires entre les deux espèces dans la nature sont inexistants ou imparfaits : il sera possible d'étudier les œufs, les larves et les adultes dans la zone où se produit l'hybridation naturelle.

— Cas où les espèces sont séparées dans la nature par des barrières géographiques : la mise en contact, en captivité ou en semi-captivité, d'individus des deux espèces séparées dans la nature pourra parfois être suffisante pour obtenir des hybrides.

— Cas où les espèces sont séparées dans la nature par des mécanismes d'isolement éco-éthologiques : la mise en captivité peut être suffisante dans certains cas pour obtenir des hybrides (certaines espèces qui ne s'hybrident pas, même en sympatrie, dans la nature, le font en cage ou en aquarium) ; dans certains cas, une intervention de l'homme est nécessaire pour effacer la barrière éthologique entre les deux espèces, et cette intervention peut aller jusqu'à l'insémination ou la fécondation artificielles.

— Cas où des barrières mécaniques ou physiologiques empêchent la fécondation, notamment chez les espèces à fécondation interne : il faut avoir recours à l'insémination ou à la fécondation artificielles, parfois avec prélèvement de l'ovule dans les voies génitales femelles, fécondation artificielle *in vitro* puis réimplantation de l'œuf chez la femelle.

— Cas d'autres barrières plus spécifiques ; nous en donnerons deux exemples :

• Chez les Amphibiens, certaines espèces ne produisent jamais d'hybrides entre elles bien qu'elles paraissent très voisines à tous les autres

Source : MNHN, Paris

points de vue, ou encore produisent des hybrides viables, parfois adultes et féconds, quand le croisement a lieu dans un sens, alors que dans le croisement réciproque l'œuf n'est jamais fécondé. Dans certains de ces cas, on a pu montrer que l'échec de l'hybridation était à mettre au compte de la gangue de l'œuf de l'une des deux espèces, qui arrête le spermatozoïde de l'autre (ELINSON, 1974, 1975 a, 1975 b ; BRUN & KOBEL, 1977). Lorsque des ovules vierges de l'espèce A, prélevés dans la cavité générale d'une femelle de cette espèce avant leur passage dans l'oviducte, sont placés dans la cavité générale d'une femelle de l'espèce B en train de pondre, ces ovules passent par l'oviducte de cette espèce où ils sont revêtus de la gangue de celle-ci (cette technique fut inventée et appliquée pour la première fois par ROSTAND (1933), et c'est pourquoi nous avons proposé (DUBOIS, 1982 a, 1983 a) de l'appeler " technique de ROSTAND "). Ces ovules sont alors susceptibles d'être fécondés par des spermatozoïdes de l'espèce B, et dans certains de ces cas le développement peut ensuite se dérouler en totalité et aboutir à des adultes normaux. Selon ELINSON (1975 a), le fait que la gangue des ovules de *Rana clamitans* rende impossible la fécondation de ces derniers par des spermatozoïdes de *Rana catesbeiana* pourrait dépendre de deux gènes seulement, et il en va probablement de même dans d'autres cas similaires. Dans tous ces cas, les génomes des deux espèces concernées peuvent être très peu différents, et les quelques gènes impliqués dans le phénomène de barrière de la gangue constituent, à l'égard du problème de la compatibilité génétique globale des deux génomes, des artefacts, des facteurs parasites qui doivent être éliminés : lors d'une étude de similitude globale entre espèces, il sera donc indiqué dans ce cas de faire appel à la technique de ROSTAND.

• Chez les animaux vivipares, la mère peut développer une réaction antigénique à l'égard du fœtus hybride, ce qui entraîne l'avortement. Cette question est encore mal connue, mais il se pourrait ici aussi qu'une telle réaction dépende d'un petit nombre de gènes. On pourrait éviter cet artefact en réalisant une culture *in vitro* de l'embryon hybride pour suivre son développement en l'absence des anticorps sécrétés par la mère (voir à ce sujet : MAXSON, SARICH & WILSON, 1973 ; WILSON, MAXSON & SARICH, 1974).

Malgré leur diversité, toutes les interventions que nous venons de mentionner sont, à l'égard du problème qui nous intéresse (la ressemblance de deux génomes et leur compatibilité fonctionnelle), de même nature : elles visent à supprimer les facteurs qui s'opposent à la rencontre des gamètes des deux espèces considérées, ainsi que tous les facteurs exogènes s'opposant éventuellement au développement du zygote hybride.

DÉTECTION DES VRAIS HYBRIDES DIPLOÏDES

Ceci étant fait, une précaution supplémentaire doit être prise : il faut s'assurer que les animaux issus d'un croisement sont de vrais *hybrides diploïdes* et non pas des " faux-hybrides " haploïdes ou diploïdes (œufs développés par gynogenèse ou ayant expulsé la chromatine paternelle), des " hybrides partiels " aneuploïdes (une partie du stock paternel de chromosomes ayant été éliminée au début du développement), ou encore des hybrides triploïdes (ayant par exemple deux stocks de chromosomes maternels et un stock paternel). De telles anomalies ont été observées par BOGART (1972) parmi les nombreux produits des croisements réalisés par BLAIR (1972 b) et ses collaborateurs dans le genre *Bufo* : dans ce cas, la cause principale semble en être que les femelles de *Bufo* produisent souvent un faible pourcentage d'ovules diploïdes, qui peuvent se développer par gynogenèse ou être fécondés et donner des embryons triploïdes, mais d'autres mécanismes peuvent être responsables de telles anomalies dans d'autres cas.

Comme l'a souligné BOGART (1972), il y a lieu d'être particulièrement vigilant lorsque le nombre d'hybrides viables obtenus est faible, par exemple lorsque, dans un croisement d'Amphibiens impliquant des centaines ou des milliers d'œufs, le nombre d'œufs donnant naissance à des larves est très réduit par rapport au nombre d'œufs fécondés : ces larves s'avèrent alors souvent

Source : MNHN, Paris

gynogénétiques ou triploïdes. Toutefois elles ont une morphologie normale et ne peuvent être décelées comme telles par le seul examen de leur phénotype.

En raison de ces problèmes, il serait bon de vérifier dans tous les cas que l'on a bien affaire á de véritables hybrides diploïdes en effectuant les analyses suivantes :

— caryotype de l'hybride permettant de vérifier qu'il est bien diploïde (ou, plus précisément, qu'il posséde bien un nombre de chromosomes égal á la somme des nombres chromosomiques haploïdes des deux espéces hybridées, qui peuvent être différents) ;

— examen du phénotype externe (morphologie, couleurs) permettant éventuellement de mettre en évidence la présence d'un mélange de caractéres paternels et maternels ;

— lorsque cet examen donne des résultats douteux, recours à des méthodes électrophorétiques pour mettre en évidence, á certains locus du moins, une expression des deux alléles paternel et maternel.

Hybridation interspécifique et classification supraspécifique

Nous étudierons ici les relations qui existent entre les données de l'hybridation et les autres données dont on dispose concernant les espéces.

Variabilité des résultats au sein d'un ensemble taxinomique

Cette variabilité a été soulignée depuis longtemps par les auteurs qui ont étudié l'hybridation. Si l'on considére un groupe taxinomique traditionnel, par exemple les espéces d'Amphibiens, il est de régle que les résultats de l'hybridation interspécifique soient très divers selon les espéces de ce genre croisées deux á deux, depuis l'échec total de la fécondation jusqu'au développement complet d'hybrides normaux. De plus il n'existe souvent pas de transitivité dans les résultats : par exemple les espéces A et B donnent entre elles des hybrides viables, B et C font de même, mais l'hybridation entre A et C aboutit á un échec.

Ces résultats ont incité les auteurs á être prudents, sinon méfiants, quant à l'utilisation des résultats de l'hybridation pour estimer les relations taxinomiques entre espèces. En réalité cette méfiance n'est qu'en partie justifiée. Elle repose, á notre avis, sur une erreur méthodologique : celle qui consiste á vouloir attribuer autant d'importance et de signification, dans l'interprétation génétique et phylogénétique des résultats de l'hybridation, aux résultats négatifs qu'aux résultats positifs. Pour les raisons exposées ci-dessus, seuls les résultats positifs ont une signification claire en ce domaine, et parmi ces résultats il est de plus préférable de ne prendre en compte que les meilleurs obtenus. Si l'on effectue cette importante distinction, les résultats de l'hybridation s'avérent bien moins " anarchiques " d'un point de vue taxinomique et peuvent nous fournir des indications fort utiles.

Source : MNHN, Paris

Hybridation et divergence moléculaire entre espèces

La similitude génétique fonctionnelle mesurée par le critère synthétique de l'hybridation ne coïncide pas avec la similitude génétique structurelle mesurée par la distance " génétique ", comme l'ont montré par exemple Avise & Smith (1974) chez les Centrarchidae, ou Allan C. Wilson et ses collaborateurs dans divers groupes de Vertébrés. À l'aide de méthodes immunologiques, ces derniers chercheurs ont estimé la divergence moléculaire, au niveau des molécules d'albumine et de transferrine, entre espèces d'Amphibiens Anoures, d'Oiseaux et de Mammifères Placentaires (voir notamment : Maxson, Sarich & Wilson, 1973 ; Wilson, Maxson & Sarich, 1974 ; Prager & Wilson, 1975). S'appuyant sur les données concernant l' " horloge moléculaire de l'évolution " (voir ci-dessus), ces auteurs ont déduit la date présumée de la cladogenèse qui a séparé les deux lignées dont les deux espèces comparées sont l'aboutissement. Ils ont en outre pris en considération l'aptitude de ces espèces à donner entre elles des hybrides viables. Les résultats de ces travaux figurent dans le Tableau I, qui donne aussi le nombre moyen d'espèces par genre dans les groupes concernés.

Si nous considérons, à la suite des arguments présentés ci-dessus, que l'aptitude à donner des hybrides est l'indication d'une forte similitude génétique fonctionnelle, il faut admettre que l'évolution génétique des Oiseaux et des Amphibiens a été similaire et très lente : 20 à 23 millions d'années après la cladogenèse qui a séparé leurs ancêtres, deux espèces d'Oiseaux ou d'Amphibiens sont encore capables de donner des hybrides viables. En revanche l'évolution génétique des Mammifères a été bien plus rapide : après 2 ou 3 millions d'années, cette aptitude à s'hybrider est perdue.

Si le taux moyen de spéciation a été similaire dans ces différentes classes (ce qui n'est pas démontré mais n'est pas impossible), on s'attend donc à ce que les genres de Mammifères comportent en moyenne moins d'espèces que ceux d'Amphibiens et d'Oiseaux. C'est bien en effet ce qui est observé pour les Amphibiens, mais pas pour les Oiseaux. Par ailleurs si l'on considère le taux d'hybridations " intergénériques " ou soi-disant telles, il est presque nul chez les Amphibiens, plus élevé chez les Mammifères et bien plus élevé chez les Oiseaux. Ces données indiquent que les taxons supraspécifiques ne sont sans doute pas équivalents en termes génétiques dans les différentes classes de Vertébrés. Nous reviendrons en détail sur ce problème dans le chapitre suivant.

D'un point de vue morphologique, les Mammifères ont eu une évolution très rapide et très diversifiante ; pour leur part, les Amphibiens ont eu une évolution bien plus lente et moins accentuée. Or les premiers ont aussi perdu bien plus vite que les derniers l'aptitude à s'hybrider entre eux. Selon Wilson et ses collaborateurs, les deux phénomènes relèveraient de la même cause : les Mammifères auraient subi des modifications

Tableau I. — Données sur l'hybridation interspécifique et la classification générique dans trois groupes de Vertébrés (d'après Wilson, Maxson & Sarich, 1974, Prager & Wilson, 1975, et les données du Tableau II).

Groupe	Age moyen de la divergence entre espèces hybridables (en millions d'années)	Pourcentage d'hybridations " intergénériques " parmi les hybridations interspécifiques réussies	Nombre moyen d'espèces par genre
Mammifères Placentaires	2-3	11	4,04
Oiseaux	20-23	44	4,41
Amphibiens Anoures	21	3	8.80

Source : MNHN, Paris

plus rapides de leurs systèmes de régulation génétique. Toutefois les résultats récents de WYLES, KUNKEL & WILSON (1983) sur l'évolution anatomique chez les Oiseaux indiquent que celle-ci a été rapide, comme celle des Mammifères, ce qui ne coïncide pas avec les données que nous venons d'évoquer concernant l'hybridation : ceci indique qu'il existe peut-être plusieurs types de systèmes de régulation génétique, qui peuvent évoluer de manière relativement indépendante l'un de l'autre, l'un responsable de l'évolution de la morphologie et l'autre de la perte de l'aptitude à s'hybrider. Cette dernière hypothèse n'a jamais encore, à notre connaissance, été formulée ni discutée dans la littérature.

WILSON, SARICH & MAXSON (1974) et WILSON *et al.* (1975) ont également souligné le fait que les Mammifères ont manifesté un taux bien plus élevé de remaniements chromosomiques que les Amphibiens : une évolution rapide des systèmes de régulation génétique pourrait donc être liée à une évolution rapide des caryotypes. La validité de cette hypothèse n'est pas démontrée, et il est plus probable que l'évolution des systèmes de régulation génétique obéit à plusieurs modalités fort distinctes, qui ne font pas toutes appel à des remaniements chromosomiques : nous y reviendrons. Toutefois ces résultats indiquent l'intérêt qu'il y aurait, lors de travaux portant sur l'évolution et la classification d'un groupe, à mesurer une distance caryologique entre espèces comparées. Cette distance serait vraisemblablement liée à la divergence génétique mesurée par le critère synthétique de l'hybridation.

HYBRIDATION, SIMILITUDE PHÉNÉTIQUE ET PARENTÉ CLADISTIQUE ENTRE ESPÈCES

MCALLISTER & COAD (1978) ont récemment consacré un intéressant travail aux Cyprinidae d'Amérique du Nord. Ces auteurs ont voulu comparer la classification de ce groupe effectuée selon les principes phénétiques et celle effectuée selon les principes cladistes. Pour ce faire, ils n'ont pas comparé ces classifications directement entre elles, mais ils les ont confrontées chacune avec un troisième terme, à savoir les données portant sur l'hybridation. Les genres ont été comparés deux à deux. Pour chacune des 304 paires de genres sur lesquelles porte leur analyse, les auteurs ont calculé un coefficient de similitude phénétique et un coefficient de parenté cladistique entre les deux genres, et ils ont recherché si des hybrides naturels entre ceux-ci étaient connus. Les auteurs constatent que la classification cladistique de ce groupe coïncide mieux avec les données de l'hybridation que ne le fait la classification phénétique de ce groupe.

Plusieurs aspects de l'analyse de ces auteurs sont discutables. Ainsi ces auteurs considèrent que les termes d' " affinités taxinomiques étroites " d'une part et de " proche parenté phylogénétique " de l'autre sont équivalents ; ce postulat n'est valable que pour les systématiciens qui adoptent la conception cladiste de la classification ; pour ceux qui adoptent la conception synthétique, ces deux formules ne sont pas synonymes, puisque les facteurs génétiques et écologiques doivent aussi être pris en considération, en plus des facteurs phylogénétiques, pour la construction de la classification.

Par ailleurs, MCALLISTER & COAD (1978) considèrent que la production d'hybrides est une mesure de proche parenté phylogénétique. Or s'il est vrai que l'hybridabilité traduit une parenté phylogénétique indéniable, cette parenté peut être plus ou moins récente puisque, comme nous l'avons vu, la perte de l'aptitude à s'hybrider semble s'effectuer à des vitesses très différentes d'un groupe d'animaux à l'autre. Ce que la capacité de donner des hybrides traduit de manière claire, c'est une grande similitude génétique des deux espèces concernées, cette similitude ayant certes son origine dans le fait que ces espèces descendent d'un ancêtre commun, mais cet ancêtre pouvant être plus ou moins éloigné.

D'autres aspects de l'analyse de MCALLISTER & COAD (1978) peuvent être discutés, notamment le fait que ces auteurs aient pris en compte les seuls hybrides naturels, alors que, nous l'avons vu, les hybrides artificiels auraient dû être aussi considérés ; d'une certaine manière, ces auteurs ont mesuré par leur méthode l'existence de mécanismes d'isolement préreproducteur plus que la potentialité génétique des espèces des deux genres à donner des hybrides viables. Enfin leur

Source : MNHN, Paris

analyse est biaisée par le fait qu'ils ont comparé des genres, c'est-à-dire des taxons dont la nature est déjà déterminée par la conception de la classification choisie (dans leur cas la conception cladiste) : pour éviter tout biais de ce type, l'analyse devrait porter non pas sur des paires de genres, mais sur des paires d'espèces.

Quoi qu'il en soit, le travail de ces auteurs est très intéressant d'un point de vue méthodologique, car il amène à quantifier divers types de relations entre espèces et à comparer ces diverses mesures. Un tel travail tombe en plein dans les préoccupations des systématiciens synthétistes, qui ne sont ni phénéticiens, ni cladistes, mais se servent des informations de tous ordres, à la fois phénétiques, cladistiques, et autres, pour en faire la synthèse et fonder leur classification sur celle-ci.

Les différents types de "distances" entre espèces

Dans le même ordre d'idées, et en poussant plus loin la méthode de McAllister & Coad (1978), il pourrait être extrêmement intéressant d'effectuer pour plusieurs groupes distincts et même très différents d'animaux des analyses globales portant sur différents types de "distances" (ou "identités") entre espèces prises deux à deux : distance phénétique, distance "génétique" ou moléculaire, distance cladistique, distance caryologique, distance écologique ou éco-éthologique, et distance mesurée par le critère de l'hybridation.

La comparaison de l'ensemble de ces données, ou du moins de la partie d'entre elles disponible, serait certainement riche en enseignements, aussi bien du point de vue de l'étude de l'évolution animale que de celui de la systématique. Dans beaucoup de groupes les données sont encore insuffisantes pour une telle analyse, mais un travail de ce type pourrait certainement être abordé dans les différentes classes de Vertébrés et dans plusieurs groupes d'Insectes.

Plusieurs techniques sont déjà disponibles pour une telle analyse : nous allons les passer brièvement en revue.

Distance phénétique

Aux nombreuses méthodes, maintenant déjà "classiques", de la taxinomie numérique (Sneath & Sokal, 1973), il faut ajouter des methodes plus récentes, qui s'appuient sur une réflexion actuellement en cours sur la notion de "forme biologique" et sur la distinction qui doit être effectuée entre les facteurs "taille" et "forme" dans l'analyse de la morphologie (Jolicoeur & Mosimann, 1960). Certains auteurs préconisent d'utiliser des caractères qualitatifs pour mesurer la distance entre espèces ou taxons supérieurs (p. ex. Findley, 1979), tandis que d'autres, de manière bien plus convaincante, affirment que seuls des caractères quantitatifs permettent une analyse non biaisée (p. ex. Cherry *et al.*, 1979, 1982). Certains auteurs insistent sur le fait que la morphologie d'un organisme est le résultat de la croissance de celui-ci, au cours de laquelle interviennent notamment des phénomènes d'allométrie, et ils tentent d'intégrer ces facteurs dans l'analyse de la forme (p. ex. : Gould, 1966 ; Lande, 1979 ; Lemen & Freeman, 1984). D'autres au contraire estiment que les deux problèmes sont indépendants et que la question de l'*origine* (génétique, ontogénétique et phylogénétique) de la morphologie d'un organisme ne doit pas être confondue avec celle de la *description* de cette morphologie et de la *comparaison* des formes d'espèces différentes :

> "one must avoid confusing the need for a quantitative description of the degrees of organismal difference with the need for explanations of those differences." (Wilson, Kunkel & Wyles, 1984: 1158).

Source : MNHN, Paris

Ces derniers auteurs ont récemment étudié de près le problème de la mise au point d'un indice fiable de mesure de la distance morphologique ou phénétique entre espèces prises deux à deux, dans une série de travaux d'un grand intérêt théorique et pratique (CHERRY, CASE & WILSON, 1978 ; CHERRY *et al.*, 1979, 1982 ; WYLES, KUNKEL & WILSON, 1983 ; LARSON, PRAGER & WILSON, 1984 ; WILSON, KUNKEL & WYLES, 1984). Indépendamment de ces auteurs, d'autres biologistes ont récemment exploré ce problème de la distance phénétique entre espèces à partir de points de vue différents (voir p. ex. : LAURENT, 1953, 1967, 1981 ; DUBOIS, 1976).

Il est intéressant de noter que ce n'est que récemment que la réflexion s'est vraiment développée sur ces méthodes de mesure des distances phénétiques. La raison principale en est probablement celle soulignée par WILSON, KUNKEL & WYLES (1984) dans une réponse à une critique de leurs travaux (WYLES, KUNKEL & WILSON, 1983) par HAFNER, REMSEN & LANYON (1984) :

> " *Two Perspectives in Evolutionary Biology.* — It appears to us that the HAFNER *et al.* (1984) criticism is a manifestation of the ' populationist ' perspective, which has dominated systematic and evolutionary biology since the 1940's. It focuses on the *tips* of the evolutionary tree and on the uniqueness of every trait, individual, population and species (...). In contrast, we have been influenced by what might be termed the ' distance ' perspective, which entered evolutionary biology more than 20 years ago as biochemists began to compare proteins from species belonging to different *branches* of the tree (...).
>
> The ' populationist ' perspective's emphasis on uniqueness engenders respect for the generalisation referred to by HAFNER *et al.* (1984): The set of characters that best discriminates among members of one taxonomic group is unique to that group. Such perspective makes one wary of comparing the degree of difference between a pair of species in one taxonomic group with that in another taxonomic group. Molecular evolutionists, by contrast, have long been comfortable with the practice of using the same yardstick (i.e., number of substitutions) to examine and compare evolution in vastly different taxonomic groups. The criticism of our work by HAFNER *et al.* (1984) has made us realize what a deep gulf there is between these two perspectives and how important it is to explore that gulf on another occasion. " (WILSON, KUNKEL & WYLES, 1984: 1158-1159).

Ce problème rejoint celui du " fossé " qui existe entre l'approche " populationnelle " de l'étude de l'évolution et l'étude des phénomènes macro-évolutifs : nous y reviendrons en détail plus loin.

Distance " génétique "

Cette formule désigne classiquement des distances telles que celles de NEI (1972) ou de ROGERS (1972), qui reposent sur les résultats d'électrophorèses de protéines. Cette distance est bien mal nommée, puisqu'elle ne mesure en fait que la divergence au niveau de quelques gènes de structure, sans prendre en compte aucunement la divergence au niveau des systèmes de régulation génétique, et une formule comme " distance moléculaire " lui conviendrait certainement bien plus. Toutefois la dénomination classique est maintenant employée par de nombreux auteurs et il serait difficile de la modifier. PASTEUR (1985 a) a récemment donné une discussion des différents types de distances " génétiques " fondés sur les résultats d'électrophorèses de protéines actuellement employés. Il faut y ajouter d'autres types de distances " génétiques ", comme la "distance immunologique ", fondée sur la méthode de la microfixation du complément (WILSON, CARLSON & WHITE, 1977 ; PASTEUR & PASTEUR, 1980), ou les distances fondées sur l'hybridation de l'ADN (SIBLEY & AHLQUIST, 1982 ; DIAMOND, 1983).

Distance cladistique

Pour mesurer une telle distance, on pourrait employer le coefficient proposé par MCALLISTER & COAD (1978).

Source : MNHN, Paris

Distance caryologique

Certains auteurs, comme WILSON, SARICH & MAXSON (1974) ou COTHRAN & SMITH (1983), ont calculé une distance caryologique ou chromosomique, en se fondant sur les nombres de chromosomes et les nombres de bras de chromosomes des espèces comparées. Dans l'avenir, il serait nécessaire de disposer d'une mesure plus précise, plus fine, de la distance caryologique, car le même nombre chromosomique et le même nombre fondamental peuvent être obtenus de manière totalement indépendante dans des espèces différentes. Une comparaison plus fine pourrait par exemple prendre en compte la quantité totale d'ADN nucléaire ainsi que la place des constrictions et des bandes révélées par les techniques de banding (DUBOIS, 1983 a : 56-57). Ceci ne sera possible que dans le cas de groupes qui ont déjà fait l'objet d'une étude cytogénétique assez poussée. C'est ainsi que MARTIN & HAYMAN (1965) ont proposé pour comparer les caryotypes d'espèces voisines une méthode qui prend en compte les longueurs relatives des bras de chromosomes et les quantités relatives d'ADN par génome, ou que PREVOSTI, OCAÑA & ALONSO (1975) ont proposé un indice pour mesurer une distance entre populations du genre *Drosophila* basée sur les différences de fréquences d'arrangements chromosomiques.

Distance écologique ou éco-éthologique

Il n'existe encore guère de travaux où aient été estimées des distances écologiques ou éco-éthologiques entre espèces, et pourtant de telles distances seraient fort intéressantes. Pour l'instant les distances interspécifiques mesurées dans ce domaine ne concernent que certains aspects de l'éco-éthologie des espèces : par exemple distribution des espèces dans les microhabitats (ORTEGA, MAURY & BARBAULT, 1982), techniques et sites d'alimentation (LANDRES & MACMAHON, 1980), spectres trophiques des espèces (BARBAULT, 1981 : 119), caractéristiques du chant des mâles (DUELLMAN & PYLES, 1983). Dans son intéressant travail de 1978 sur une communauté équatoriale d'Amphibiens et de Reptiles, DUELLMAN a calculé des distances un peu plus complexes, prenant en compte divers types de paramètres (habitat, distribution verticale, périodes et types d'activités, alimentation, taille, mode de reproduction, caractéristiques du chant des mâles). Il serait certes intéressant de poursuivre les recherches dans ce sens, et de mettre au point des indices globaux de similitude éco-éthologique entre espèces, qui pourraient prendre en compte les caractéristiques physico-chimiques de la niche occupée par chaque espèce (paramètres climatiques et microclimatiques, pédologiques, etc.), ainsi que certains paramètres biologiques permettant de caractériser cette niche en termes démographiques, en termes de biomasse et de flux d'énergie, et de paramètres tirés du comportement (par exemple caractéristiques bio-acoustiques des émissions sonores, etc.). Il serait certainement fort instructif de comparer de telles distances avec les autres distances évoquées ici. Par exemple, il n'est pas déraisonnable de penser que la morphologie globale d'une espèce (sa " forme ") traduit d'une certaine manière synthétique la niche écologique de cette espèce, et il est vraisemblable que la divergence entre deux espèces dans l'un de ces deux domaines est corrélée avec la divergence entre elles dans l'autre. Il serait souhaitable que les écologistes s'intéressent à ces problèmes et proposent des méthodes permettant de telles estimations. Dans l'attente, il faut reconnaître que les notions de niche écologique et de zone adaptative, pourtant fondamentales dans l'interprétation des phénomènes évolutifs à la lumière de la théorie synthétique, restent encore fort peu fonctionnelles. Il s'agit à notre avis du domaine dans lequel les progrès les plus importants restent à faire pour une appréciation vraiment synthétique des faits évolutifs.

Distance hybride

Ce qui précède montre qu'il serait fort intéressant de pouvoir disposer d'une distance entre espèces mesurée par le critère de l'hybridation. Pour plus de simplicité, nous proposons de désigner une telle mesure du nom de " distance hybride " (hybrid distance). Comme nous l'avons déjà souligné (DUBOIS, 1983 a : 58), les stades suivants de développement des hybrides semblent généralisables à l'ensemble du règne animal, et pourraient constituer le canevas d'une échelle unique de mesure de cette distance :

Source : MNHN, Paris

(1) échec à la fécondation ;

(2) échec au début du stade gastrula ;

(3) échec pendant les stades embryonnaires postgastruléens, larvaires ou juvéniles ;

(4) animaux adultes inféconds, ou féconds et à descendance perturbée ;

(5) animaux adultes féconds et à descendance normale.

À cette échelle grossière, il sera bientôt possible d'ajouter une échelle plus fine pour les croisements aboutissant à un développement d'un hybride au moins pour les premiers stades (niveaux (3) à (5) de l'échelle ci-dessus). Pour cela, PARKER, PHILIPP & WHITT (1985 a, 1985 b) ont ouvert la voie en proposant d'utiliser divers indices pour estimer ce qu'ils appelent la "regulatory distance" entre deux espèces capables de s'hybrider : pourcentages de fécondation et d'éclosion des œufs hybrides, ampleur des perturbations dans l'expression temporelle de divers enzymes au cours du développement embryonnaire (par rapport à l'expression temporelle normale chez l'une des espèces croisées), ampleur des perturbations dans les taux d'activité de ces divers enzymes (par rapport aux taux d'activité normaux chez l'une des espèces croisées). Pour l'instant il ne s'agit que de plusieurs indices séparés qui donnent des résultats parfois sensiblement différents, mais il n'est pas interdit de penser qu'il sera possible dans l'avenir de combiner ces diverses données dans un seul indice de "distance hybride" entre deux espèces. Afin de pouvoir le faire, toutefois, il sera nécessaire d'étudier les relations qui existent entre les différents critères évoqués : certains donnent des résultats similaires, d'autres des résultats fort divergents. Il est probable que ces critères ne sont pas indépendants les uns des autres, et il n'est donc pas possible, pour l'instant, de calculer un indice global de "distance hybride" simplement en additionnant les valeurs des différents indices (WHITT, 1985). Étant donnée la variabilité des résultats, à tous les niveaux, des croisements hybrides (selon le sens de l'hybridation, les populations et individus utilisés, etc.), il est en tout cas probable qu'un tel indice ne devrait pas être fondé sur une *moyenne* des résultats observés, mais plutôt sur les *meilleurs résultats* obtenus, comme nous l'avons vu ci-dessus.

Il est clair, comme le soulignent PARKER, PHILIPP & WHITT (1985 a, 1985 b), que le succès relatif des développements des divers hybrides traduit de manière synthétique l'importance de la divergence qui s'est produite entre les deux espèces comparées au niveau de leurs systèmes de régulation génétique. Il serait donc fort intéressant dans l'avenir, aussi bien du point de vue de l'étude des mécanismes évolutifs que de celui de la systématique supraspécifique, de développer les méthodes de mesure de la "distance hybride" entre espèces.

Source : MNHN, Paris

HYBRIDATION INTERSPÉCIFIQUE ET NOTION DE GENRE EN ZOOLOGIE

L'HYBRIDABILITÉ COMME CRITÈRE DE DÉFINITION DES GENRES

APERÇU HISTORIQUE

Le critère de l'hybridabilité n'a jusqu'à présent guère été retenu par les systématiciens comme critère pour reconnaître les catégories supérieures à l'espèce. Il est vrai que dès le XIXe siècle certains auteurs avaient tenté de le faire (voir à ce sujet FISCHER, 1981). C'est ainsi que FLOURENS (1856 : 6) écrivait :

> " L'*espèce* se caractérise par la fécondité *continue* ; le *genre* par la fécondité *bornée* ",

et estimait que deux espèces telles que l'âne et le cheval ou que le chacal et le chien, susceptibles de produire entre elles des hybrides, devaient être placées dans le même genre (voir aussi FLOURENS, 1845 a : 298-301 ; 1845 b : 119-128).

Plus récemment, GHIGI (1936) a proposé d'employer le critère d'hybridation en macrotaxinomie : il suggère que selon le degré de succès de l'hybridation entre deux espèces (succès mesuré par le degré de fertilité des hybrides F1 des deux sexes), celles-ci soient rapportées au même genre, à des genres différents ou à des familles différentes. Dans le même esprit, KINSEY (1936, *in* SIMPSON, 1937 : 265) écrit :

> " The capacity of two groups to hybridize is inversely correlated with their categorical rank. "

Des idées similaires ont été reprises plus récemment par HUBBS & DREWRY (1960). D'autres auteurs ont évoqué en passant la possibilité théorique d'admettre que des espèces susceptibles de donner entre elles des hybrides viables devraient appartenir au même genre (voir p. ex. : SIMPSON, 1961 : 90, note 10 ; SHORT, 1969 : 87 ; HUBBS, 1970 ; PÉPIN *et al.*, 1970), mais ces propositions n'avaient aucune prétention de généralité. Ces dernières années enfin, trois auteurs différents (VAN GELDER, 1977, 1978 ; PLATEAUX, 1981 ; DUBOIS, 1981 a, 1981 c, 1982 a, 1983 a) ont formulé indépendamment une proposition similaire, en lui donnant une valeur générale pour l'ensemble de la classification animale et en la justifiant par des arguments assez différents, bien que non contradictoires. Cette convergence est intéressante : elle indique à notre avis que les temps sont mûrs pour l'emploi d'un tel critère en zoologie.

L'argument principal présenté par VAN GELDER (1977) pour justifier cette proposition est la nécessité d'une certaine cohérence interne au système classificatoire entre la notion d'espèce, définie par un critère mixiologique, et celle de genre :

Source : MNHN, Paris

> " Basically, the logic of a reproductively isolated and self-contained genus seems inescapable if one accepts the *concept* of the reproductively isolated species. The genus neither can nor should be of less dimension than the species, and if the parameters of the species are ultimately established by its reproductive capabilities, then the genus, too, must be so proscribed. The greatest extent of reproductive compatibility allowed between species is generally the production of sterile offspring. The production of fertile offspring in nature is usually sufficient grounds for merging the parental stocks into a single species with their recognition only as subspecies. Similarly, for allopatric species, captive hybridization with fertile offspring may be used to consider the parental stocks conspecific. If these are the reproductive limits of species it would seem to follow that the genus must be reproductively at least, if not more, separable, and that crosses between genera be wholly incapable of producing a live offspring. " (VAN GELDER, 1977: 18).
>
> " (...) the upper limit for the species (reproductive incompatibility) should also be contained in the definition of the genus, and at least represent its lower limit. This would imply that intergeneric hybrids should not be possible by so defining the genus. The arbitrariness of the definition of the genus exists in its width and upper reaches, not at its interface with the species, where its definition is the same as that of a species. " (VAN GELDER, 1977: 4).

Pour sa part, PLATEAUX (1981) justifie surtout sa proposition par un argument de " bon sens ". Utilisant le terme de syngaméon (au sens de CUÉNOT & TÉTRY, 1951) pour désigner un ensemble d'espèces susceptibles de s'hybrider, il écrit :

> " Si le syngaméon peut en venir à englober plusieurs genres, le genre ne signifie vraiment plus grand chose. On pourrait songer à lui substituer le syngaméon, mais celui-ci n'est souvent pas encore circonscrit. Il vaut mieux envisager quelque chose de plus vaste. Mais, du moins, que ce soit un ensemble dont les limites inférieures puissent être tracées avant qu'elles ne rejoignent celles de l'espèce !
>
> Il me semble que l'on pourrait se donner comme règle stricte de ne pas placer dans des genres différents des espèces capables de produire ensemble des hybrides féconds, même si cette fécondité n'est que très partielle. Le plus souvent, il serait même sage de placer dans un même genre toutes les espèces aptes à produire entre elles des hybrides quelconques. " (PLATEAUX, 1981 : 518).

En ce qui nous concerne enfin, nous avons fait des propositions très précises quant à l'emploi d'un critère d'hybridabilité en systématique animale, sur la base de l'analyse qui précède (DUBOIS, 1981 a, 1981 c, 1982 a, 1983 a). Nous allons maintenant examiner ces propositions en détail.

FORMULATION PRÉCISE DU CRITÈRE ET DE SES CONDITIONS D'EMPLOI

Le premier point sur lequel il faut insister est le fait que la réussite ou l'échec de l'hybridation n'ont pas du tout la même signification ou la même importance. Il peut suffire d'un seul gène apporté par l'un des parents pour empêcher le développement d'un zygote hybride, alors même que tous les autres gènes sont compatibles (exemple du gène *Lhr* de *Drosophila simulans*, discuté ci-dessus). L'échec de l'hybridation indique que les deux populations dont les individus sont interstériles n'appartiennent pas à la même espèce. Cela n'apprend rien de plus sur les relations génétiques et phylogénétiques entre les deux espèces. Il en est de même pour l'infécondité de certains hybrides adultes : elle peut être due à plusieurs types de causes, dont certaines impli-

Source : MNHN, Paris

quent la mise en jeu de quelques gènes seulement ou même d'un seul gène, et est donc de signification peu claire. Les facteurs de létalité et d'infécondité des hybrides étant très divers, il est impossible de tenir compte des résultats négatifs de l'hybridation (létalité lors du développement, infécondité des adultes ou échec en F2) pour une analyse phylogénétique et génétique des relations entre espèces. Pour n'avoir pas pris conscience de cela, certains auteurs ont cru que l'hybridation ne pouvait être d'aucun secours en systématique supraspécifique, alors que seuls les résultats négatifs de celle-ci sont dans ce cas.

Les résultats positifs en revanche apportent des informations très intéressantes : s'il est relativement aisé d'empêcher le développement d'un zygote issu de deux espèces très proches, il est impossible de faire l'inverse, c'est-à-dire d'obtenir un développement normal à partir d'un œuf diploïde issu de l'hybridation d'espèces éloignées. Étant donnée la complexité du génome des Eucaryotes, il est totalement exclu que deux génomes puissent être fonctionnellement compatibles par convergence ou par hasard. La compatibilité de deux génomes prouve que les deux espèces qui les portent descendent d'un ancêtre commun relativement récent, à partir duquel elles ont conservé les portions homologues de leurs génomes. Le critère de l'hybridabilité a donc une signification à la fois génétique et phylogénétique, quoique sa signification phylogénétique soit moins claire et plus ambiguë que sa signification génétique, puisque la perte de l'aptitude à s'hybrider a lieu à une vitesse différente dans divers groupes animaux.

Notre proposition est donc de considérer que *lorsque deux espèces sont susceptibles de donner entre elles des hybrides viables adultes, que ceux-ci soient féconds ou non, ces deux espèces doivent être incluses dans un même genre*. Rappelons qu'il s'agit de vrais hybrides diploïdes, éventuellement obtenus dans des conditions expérimentales, et enfin que nous ne tenons compte que du meilleur résultat observé lors de divers croisements entre deux espèces, éventuellement dans certains seulement des types de croisements que l'on peut réaliser entre elles (par exemple mâle de l'une avec femelle de l'autre mais pas l'inverse, ou animaux provenant de certaines populations seulement).

Le critère d'hybridabilité doit donc être employé exclusivement dans un sens, pour *réunir* des espèces dans un même genre, et non pas pour séparer des genres : lorsque des hybrides adultes viables peuvent être formés entre les espèces A et B, ces espèces appartiennent au même genre ; en revanche si l'hybridation n'a pas lieu ou que les hybrides ne sont pas viables, aucune information n'est donnée et il ne faut jamais faire usage de ce critère pour attribuer les deux espèces à deux genres distincts.

Il s'agit ici, selon la terminologie de SIMPSON (1951, 1961), d'un critère *non arbitraire quant à l'inclusion*, mais qui ne doit jamais être employé pour l'exclusion :

> " A group is nonarbitrary as to inclusion if all its members are continuous by an appropriate criterion, and nonarbitrary as to exclusion if it is discontinuous from any other group by the same criterion. It is arbitrary as to inclusion if it has internal discontinuities and as to exclusion if it has an external continuity. " (SIMPSON, 1961: 115).

Un deuxième point très important est le fait que ce critère tient compte des *potentialités génétiques* qui existent pour construire un organisme, et pas du tout du fait que des hybrides existent ou non dans la nature, divers facteurs " parasites " (notamment éco-éthologiques ou géographiques) pouvant être responsables de leur absence. Le critère est bien entendu valable *a fortiori* quand existent des hybrides naturels, mais l'emploi du critère pour *réunir* des espèces dans un genre implique seulement de pouvoir obtenir des hybrides adultes entre les deux espèces, même si pour ce faire il a été nécessaire de faire appel à des techniques particulières, comme l'insémination et la fécondation artificielles, ou même des techniques plus élaborées et destinées à résoudre certains problèmes spécifiques (par exemple, chez les Amphibiens, la " technique de ROSTAND ", décrite ci-dessus).

L'emploi de ce critère ne se fait bien entendu pas seul : celui-ci intervient comme élément d'information nouveau et supplémentaire mais n'annule pas les autres informations qui avaient déjà été recueillies, par les autres méthodes plus " classiques ", sur les espèces considérées. C'est ainsi qu'avant que l'hybridation des espèces A et

Source : MNHN, Paris

B soit constatée, ces deux espèces avaient pu être classées dans deux genres distincts I et II, sur la foi d'autres critères (ressemblance morphologique, moléculaire, écologique, données sur la phylogénie du groupe, etc.). Le fait que ces espèces s'avèrent susceptibles de donner des hybrides adultes doit dans un premier temps inciter le systématicien à un réexamen critique de la validité des taxons I et II : il se pourrait que ces taxons, ou l'un d'entre eux, constituent des groupements artificiels, réunissant par exemple des espèces d'origines phylogénétiques différentes et se ressemblant par convergence, ou encore que l'une des espèces A et B ait été placée par erreur dans le genre I ou II mais appartienne en réalité à l'autre. Les résultats de l'hybridation peuvent ainsi suggérer des travaux de révision systématique à l'échelle générique ou familiale et amener à rectifier certaines erreurs. Il arrive fréquemment toutefois que le travail de révision amène à confirmer la validité des groupes I et II et l'appartenance respective à ces deux groupes des espèces A et B. Le fait que ces deux espèces soient hybridables implique alors non seulement de les réunir dans un même genre, mais encore d'y réunir toutes les autres espèces qui par les autres critères étaient classées dans le même genre que A et dans le même genre que B — en d'autres termes à regrouper les anciens genres I et II en un seul genre. Si les deux groupes sont séparés par une certaine discontinuité morphologique, écologique ou autre, il peut être bon de leur conserver le statut de sous-genres distincts au sein du nouveau genre. Il importe de souligner qu'il suffit qu'une seule paire d'espèces appartenant aux anciens genres I et II donne des hybrides adultes pour regrouper les deux genres, même si aucune autre paire d'espèces des deux genres n'est connue pour donner des hybrides viables. En effet exiger que toutes les espèces des deux genres soient hybridables deux à deux et refuser de réunir les deux genres si elles ne le sont pas reviendrait à utiliser les résultats négatifs de l'hybridation pour la construction de la classification, et nous avons vu qu'au contraire seuls les résultats positifs peuvent être employés dans ce but.

Caractères taxinomiques et critères taxinomiques relationnels

Le terme " classification " est employé dans deux sens distincts (Mayr, 1969 : 4) : (1) pour désigner le produit de l'activité des taxinomistes ; (2) pour désigner l'activité classificatoire elle-même. Mayr (1982 a : 185) propose la définition suivante de la classification en tant qu'activité :

> " Classification is the ordering of organisms into taxa on the basis of their similarity and relationship as determined by or inferred from their taxonomic characters. "

Quant à la notion de caractère taxinomique, Mayr (1969 : 121) la définit ainsi :

> " A taxonomic character is any attribute of a member of a taxon by which it differs or may differ from a member of a different taxon. "

Ces définitions sont celles d'un systématicien synthétiste. Les cladistes, pour leur part, qui ont consacré une réflexion importante à la notion de caractère et à l'analyse des caractères (Dupuis, 1979, 1984), ont proposé des définitions légèrement différentes. Par exemple Wiley (1981 : 116) écrit :

> " A *character* is a feature of an organism which is the product of an ontogenetic or cytogenetic sequence of previously existing features, or a

Source : MNHN, Paris

feature of a previously existing parental organism(s). Such features arise in evolution by modification of a previously existing ontogenetic or cytogenetic or molecular sequence. "

Selon ces définitions, ou des définitions équivalentes qu'on pourrait trouver dans bien d'autres travaux, (1) la classification repose sur les caractères taxinomiques, et (2) les caractères taxinomiques sont des attributs des organismes que l'on veut classer.

L'établissement d'une classification exige donc une procédure en deux temps : (1) l'*analyse* des caractères taxinomiques des organismes à classer ; (2) la *comparaison* de ces organismes sur la base des résultats de cette analyse.

Cette démarche est résumée par exemple par SIBLEY (1965 : 114), qui écrit :

" There is, in systematics, only one basic technique, that of *comparison*. Because comparisons between whole organisms present insuperable difficulties it is customary, in fact necessary, to compare *characters*. "

De ce point de vue, il n'y a pas de différence entre les diverses conceptions de la systématique qui existent actuellement : toutes s'appuient sur des caractères, recueillis sur des individus, pour construire les classifications ; en revanche ce qui distingue ces conceptions ce sont les méthodes de comparaison employées, les unes (cladistes, synthétistes) s'appuyant sur une analyse de l'évolution des caractères dans une lignée (caractères plésiomorphes et apomorphes), tandis que les autres (empiristes, phénéticiens) ne le font pas.

L'importance de l'analyse des caractères (morphologiques, moléculaires, écologiques, etc.) en systématique est considérable, et il n'est pas dans notre intention de la nier. Toutefois nous pensons que ce n'est pas seulement sur cette base que peuvent être construites les classifications. Ce fait est particulièrement patent à l'échelle de la catégorie-clef de la taxinomie linnéenne, celle d'espèce, comme nous l'avons déjà souligné :

" Il n'existe pas d'espèces ' morphologiques ', d'espèces ' écologiques ', d'espèces ' génétiques ', etc., ni même d'espèces ' biologiques ' : toutes les espèces d'êtres vivants sont ' biologiques ' ! Il n'existe pas non plus de ' critères ' de l'espèce, ou plutôt il en existe un seul, qui est l'adéquation de la réalité naturelle avec le concept ' théorique ' d'espèce. Il existe divers ' critères ' permettant de différencier des individus (ou des groupes d'individus) au sein des populations, ou des populations, et d'apprécier quantitativement l'importance des divergences, mais aucun de ces critères en soi n'indique si les différences observées sont de ' nature ' spécifique. L'importance des divergences entre populations pourra donner dans certains cas des indications par exemple sur la durée de la séparation qui a pu exister entre elles, mais ne permettra pas de savoir si celles-ci restent ou non capables, à l'occasion par exemple d'une remise en contact géographique, de se réunir et de constituer à nouveau un seul *pool* génique. A l'exception des critères caryologiques et mixiologiques, et encore (...) dans certains cas seulement, aucun critère ne permet d'affirmer que le pas de la spéciation a été franchi entre deux populations ou groupes de populations. " (DUBOIS, 1977 b : 205).

Le seul " critère " véritable de l'espèce est en effet la conformité à la définition de " pool génique protégé ", quelle que soit la méthode utilisée pour la mettre en évidence. S'il est vrai qu'en général les décisions des systématiciens à cette échelle sont dictées par l'analyse des caractères, elles le sont également parfois par l'utilisation d'autres critères, comme celui de l'existence ou de la non-existence d'une hybridation naturelle entre deux groupes d'animaux sympatriques ou parapatriques. Cette existence ou non-existence peut parfois être elle-même démontrée par l'analyse des caractères, mais parfois par d'autres méthodes, comme l'observation du comportement des animaux des deux groupes en contact. Le critère alors employé porte sur le *type de relation* qui existe entre les deux groupes d'organismes comparés. Il s'agit d'un *critère taxinomique relationnel*, qui s'intéresse aux particularités de la relation entre ces organismes, mais pas

Source : MNHN, Paris

aux attributs de chacun de ces organismes pris un par un.

Le critère d'hybridabilité, que nous proposons d'employer en systématique supraspécifique, est précisément un critère de ce type. Sa mise en œuvre exige d'étudier l'interaction qui se produit, non plus cette fois dans la nature entre deux groupes d'individus, mais entre deux espèces lorsque leurs génomes doivent collaborer pour construire ensemble un organisme. Ce sont donc, si l'on veut, les espèces elles-mêmes qui se comparent, et non pas un observateur extérieur. En ce sens, le critère d'hybridabilité est un critère objectif, non-arbitraire, qui fait du genre une catégorie " naturelle ", au même titre que l'espèce.

La classification ne peut donc reposer sur la seule analyse des caractères. Elle exige une approche synthétique, et l'emploi, en plus des caractères taxinomiques (propres á chacun des organismes pris séparément), des critéres taxinomiques relationnels qui s'appuient sur les propriétés de la relation existant, dans la nature ou dans des conditions expérimentales, entre les organismes comparés.

Pour cette raison, la définition de la classification de MAYR (1982 a) citée ci-dessus ne nous paraît pas pouvoir être retenue. Nous lui préférons une définition qui ne s'appuie pas sur le concept de caractère taxinomíque, comme par exemple celles proposées auparavant par MAYR (1969) :

> " *Classification*. The delimitation, ordering, and ranking of taxa. " (MAYR, 1969: 400).
>
> " *Biological classification*. The arranging of organisms into taxa on the basis of inferences concerning their genetic relationship. " (MAYR, 1969: 399).
>
> " Zoological classification is the ordering of animals into groups on the basis of their similarity and relationship. " (MAYR, 1969: 55).

Nous avons cité ci-dessus deux critéres taxinomiques relationnels, l'un qui est utile au niveau de l'espéce, et l'autre au niveau du genre. Les deux critères s'appuient sur les faits d'hybridation, et on pourrait penser que ce n'est qu'autour de ces faits que de tels critères pourraient être proposés. Ceci est inexact, de même qu'il serait inexact de considérer que les deux critéres déjà évoqués sont du même type. En effet le critére relationnel employé á l'échelle de l'espéce (existence ou non d'hybrides dans la nature et d'un flux génique entre deux groupes d'animaux sympatriques ou parapatriques) est hautement synthétique, puisqu'il prend en compte aussi bien des phénoménes éco-éthologiques ou morphologiques (existence ou non de mécanismes pré-éjaculatoires d'isolement entre espéces) que des phénomènes génétiques et développementaux (existence ou non de mécanismes post-éjaculatoires d'isolement). En revanche, le critére d'hybridabilité utilisé à l'échelle du genre ne prend en compte que des phénoménes génétiques et développementaux, puisqu'il ne s'intéresse qu'à l'existence ou non des mécanismes postzygotiques d'isolement entre espèces.

À l'inverse, on peut parfaitement imaginer, bien que pour l'instant leur emploi soit quasi nul en systématique, des critéres taxinomiques relationnels qui prennent en compte des phénoménes autres que génétiques et développementaux, par exemple des phénomènes écologiques. Un bon exemple dans ce domaine est celui du critère proposé par ILLIES (1970) pour définir les genres — critére qui, á notre connaissance, a été accueilli par la plus profonde indifférence des zoologistes jusqu'á présent. S'appuyant sur le principe de MONARD (ou de GAUSE), selon lequel deux espéces caractérisées par des niches écologiques trés similaires ou identíques ne peuvent vivre en sympatrie, cet auteur a proposé que la coexistence écologique de deux espéces soit considérée comme critère d'appartenance de celles-ci á deux genres distincts. Quoi qu'on puisse penser de la validité de ce critère (voir ci-dessous), il est indéniable que celui-ci est bien un critére taxinomique relationnel.

L'utilisation de tels critéres est justifiée dans une perspective " synthétique " de la classification zoologique, mais n'aurait guére de sens pour des systématiciens adoptant les conceptions empirique, phénétique ou cladiste de la classification. Ces critéres sont en fait complétement incompatibles avec toute conception *typologique* de la classification (MAYR, 1969, 1982 a). Ils permet-

Source : MNHN, Paris

tent d'en finir une fois pour toutes avec la notion de *caractère "typique"*, avec les conceptions selon lesquelles un organisme aurait plusieurs sortes de caractères, les uns "spécifiques", les autres "génériques", "familiaux", etc. Il faut classer les *organismes*, pas les caractères, ce qu'exprimait déjà LINNÉ (1751 : 119) quand il écrivait :

> "*Characterem non constituere Genus, sed Genus Characterem.*
> *Characterem fluere e Genere, non Genus e Charactere.*
> *Characterem non esse, ut Genus fiat, sed ut Genus noscatur.*"

Dans une conception synthétique de la classification, le genre ne saurait donc "reposer" sur un seul caractère, sur une dichotomie présence/absence dans une clef de détermination. Les genres au contraire peuvent être *polythétiques* (SNEATH, 1962 ; MAYR, 1969 ; SNEATH & SOKAL, 1973), c'est-à-dire qu'il peut fort bien se faire que certaines espèces ne possèdent pas certaines particularités "caractéristiques" du genre, qu'aucun caractère "diagnostique" ne soit commun à toutes les espèces du genre. Ceci est contradictoire avec une attitude encore assez fréquente chez certains systématiciens, et qui est exprimée par exemple par ALPHÉRAKY (1912 : 36) :

> "Chaque Espèce, ou membre d'un Genre, doit absolument posséder *tous les caractères* propres au Genre, et si l'une d'elles possède, ne fût-ce qu'un seul caractère en plus, ou bien s'il lui en manque un, elle doit être exclue dudit Genre et être placée dans un Genre à part."

Bien entendu, d'un point de vue purement empirique et pragmatique, l'opinion exprimée dans cette citation est tout à fait justifiée. Elle ne l'est plus dans la mesure où l'on estime que les systématiciens doivent s'efforcer de ne reconnaître que des taxons qui correspondent à des unités évolutives naturelles, et non des "cases de rangement" destinées à faciliter l'identification des spécimens.

LE CRITÈRE D'HYBRIDABILITÉ ET LE PROBLÈME DE L'ÉQUIVALENCE DES TAXONS SUPÉRIEURS

INTRODUCTION

L'un des principaux intérêts du nouveau critère d'hybridabilité est qu'il autorise une homogénéisation de la systématique dans l'ensemble du règne animal, et qu'il permet de résoudre en partie le problème, qui a préoccupé bien des systématiciens (p. ex. : HENNIG, 1950, 1966 ; CROWSON, 1970 ; VAN VALEN, 1973 ; SCHAEFER, 1976 ; SIBLEY & AHLQUIST, 1982), de l'équivalence des taxons supérieurs dans différents groupes. En faisant usage de ce critère, d'une certaine manière un genre de Fourmis serait équivalent à un genre de Mammifères. Il ne le serait bien entendu qu'en partie, notamment en raison du fait que le critère n'est pas symétrique et n'est pas toujours utilisable, problèmes sur lesquels nous reviendrons ci-dessous, mais il permettrait néanmoins un important progrès dans ce sens.

L'étude comparée des classifications est le domaine de la "systématique comparée" ("comparative systematics") au sens de MAYR & SHORT (1970) ou de BOCK & FARRAND (1980). Comme l'ont souligné ces derniers auteurs, il s'agit d'un domaine encore peu exploré :

> "Comparative systematics is a new area of inquiry within taxonomy, so recent that it has not been discussed in general texts on systematics and its major goals have not yet been clearly formulated. A preliminary statement of the goals of comparative systematics may be — the analysis of the

Source : MNHN, Paris

> structure and composition of taxa (i.e., the number of component subgroups in each taxon and their nature) and of their evolutionary history. These goals may change as more is learned about the comparative systematics of diverse groups of organisms. " (BOCK & FARRAND, 1980: 22).

Pourtant, la nécessité de disposer de critéres de standardisation et de comparaison, permettant de reconnaître des taxons équivalents dans les différents groupes, n'est pas due á une lubie ou á un simple désir d' " élégance intellectuelle ". Comme y a insisté notamment MAYR (1969, 1974 b, 1981, 1982 a), la classification zoologique ne doit pas être seulement un systéme d'identification, mais encore une vraíe théorie, á la lumière de laquelle tous les faits biologiques trouvent leur véritable signification.

Les travaux des dernières années sur divers aspects de l'évolution biologique confirment pleinement ce point de vue. En effet il devient de plus en plus fréquent que la classification soit prise comme systéme de référence pour interpréter les résultats de travaux comparatifs menés dans les domaines les plus divers (molécules, morphologie, comportement, écologie, etc.). Donnons-en quelques exemples. C'est en s'appuyant sur les classifications actuelles de ces groupes que PRAGER & WILSON (1975), CHERRY, CASE & WILSON (1978), CHERRY *et al* (1982) et WYLES, KUNKEL & WILSON (1983) ont mis en évidence les disparités des taux d'évolution morphologique, caryologique et moléculaire des différentes classes de Vertébrés. C'est également en se fondant sur ces classifications qu'AVISE & AQUADRO (1982), AQUADRO & AVISE (1982) et d'autres ont estimé que l'évolution au niveau des génes de structure a été plus lente chez les Oiseaux que chez les autres Vertébrés, résultats contestés par SIBLEY & AHLQUIST (1982). Enfin c'est en s'appuyant sur la classification actuelle des Téléostéens que WHITT, CHIDERS & CHO (1973), CHAMPION & WHITT (1976), PHILIPP, CHILDERS & WHITT (1979), PHILIPP, PARKER & WHITT (1983) et PARKER, PHILIPP & WHITT (1985 a, 1985 b) ont affirmé que la perturbation de l'expression allélique chez certains hybrides (inhibition de certains alléles, modification des taux d'expression de certains autres, etc.) est fonction de la "distance systématique " entre espéces hybridées. De telles " distances systématiques " sont de plus en plus employées, et comparées avec les autres types de distances (" génétique ", phénétique, caryologique, etc.) discutées ci-dessus. Il est évident qu'une telle pratique n'a de sens que si la classification repose, au moins en partie, sur des critéres objectifs, non arbitraires, et n'est pas entiérement empirique. Il devient donc de plus en plus urgent, á mesure que les travaux synthétiques de ce type se multiplient, de trouver des critéres ayant une valeur générale pour l'ensemble des groupes animaux.

On pourrait penser que la seule catégorie qui autorise un tel espoir est celle de l'espéce, puisque ce n'est qu'à cette échelle qu'il y a échange de matériel génétique et que sont définies, dans la nature, des unités génétiques réelles, indépendamment de l'interprétation que nous pouvons en faire. Du moment que la spéciation a eu lieu, il n'y a plus (sauf exception) d'échange génétique entre les individus, et il faudrait renoncer á la prétention de reconnaître des groupes " naturels " ou " équivalents". Toutefois nous avons montré ci-dessus que, au niveau du genre au moins, il est possible, en prenant en compte les résultats de l'hybridation artificielle (et non plus seulement des phénoménes qui ont lieu spontanément dans la nature), de reconnaître des unités " naturelles ", en fonction d'un critére qui ne fait appel qu'aux propriétés du croisement réalisé entre deux espéces. Ce critére permet de reconnaître des taxons équivalents d'un groupe á l'autre. Il n'est pas le seul dans ce cas, et nous allons maintenant soumettre les divers critéres de ce type á une étude plus approfondie.

LES CRITÈRES D'ÉQUIVALENCE ENTRE TAXONS

SCHAEFER (1976) s'est penché sur le probléme de l'équivalence des taxons dans différents groupes. Il estime qu'il est insoluble, par suite de l'absence de critéres communs entre groupes différents :

Source : MNHN, Paris

" In short, it seems not likely that higher categories can be made equivalent even in related groups. I do not think the reasons are obscure. For there to be bases for establishing equivalence, there need to be some common criteria: either common adaptations to the same or different environments, or perhaps different adaptations to the same environment. Family-groups with the same adaptations to the same environment are *ipso facto* not different family-groups, if by 'same adaptations' we mean genetically the same. It is improbable that two groups would arrive at or achieve, the same adaptations to different environments, since the environment after all culls from the genetic variety, and different environments will not cull the same adaptations from that variety.

The possibility of different adaptations to the same environment is more interesting. Fish and cetaceans are adapted to roughly the same environment, as are kangaroos, bison, and African antelope: Can the family-groups here be made equivalent? I much doubt it. Equivalence is a taxonomic judgment, and such judgments are based on assessments of genetic similarity. Where there is no genetic similarity, such judgments as equivalence cannot be made. However similar the adaptations of different groups to the same environment may appear, these adaptations will not bear close scrutiny; they are only superficially similar, having been attained by different genetic routes; they therefore cannot be compared except superficially." (SCHAEFER, 1976: 2).

Pour sa part, VAN VALEN (1973) a tenté d'établir une liste des critères qui pourraient être utilisés pour comparer les taxons d'un groupe à l'autre, qui s'avèrent plus nombreux que ceux envisagés par SCHAEFER (1976). La liste qui suit s'inspire de celle de VAN VALEN (1973), à laquelle ont toutefois été apportées des modifications sensibles.

Critères phénétiques

Un premier critère pourrait être la diversité phénétique (" phenotypic diversity", VAN VALEN, 1973: 334). Celle-ci pourrait être estimée en se fondant sur les distances phénétiques que nous avons discutées ci-dessus. Une telle mesure serait intéressante pour *comparer* des taxons (et en déduire éventuellement certaines modalités de leur évolution), mais, comme le remarquent par exemple LEMEN & FREEMAN (1984 : 1236), elle ne permettrait nullement de *définir* des taxons supraspécifiques, pas plus que les espèces ne peuvent être définies par leur variabilité intraspécifique.

Critères " génétiques " ou moléculaires

Un deuxième type de critères envisagé par VAN VALEN (1973 : 334) est celui de la diversité génétique (" genotypic diversity "). Comme l'a montré toute la discussion qui précède, une telle mesure pose de nombreux problèmes. Dans l'esprit de VAN VALEN (1973), une telle diversité pourrait être estimée par la diversité des protéines (méthode indirecte) ou de l'ADN (méthode directe). En réalité, comme nous l'avons vu, un indice de ce type nous informerait sur la divergence structurelle des génomes comparés, mais pas sur leurs différences fonctionnelles. Toutefois, en raison du fait que l'évolution des gènes de structure est largement proportionnelle au temps, un indice de ce type permettrait éventuellement d'estimer l'âge des taxons. Nous reviendrons ci-dessous sur cet aspect.

Critères écologiques

VAN VALEN (1973 ; 333-334) n'envisage la possibilité d'employer un critère écologique pour comparer des taxons d'un groupe à l'autre que de manière relativement restreinte : il propose d'estimer le nombre d'individus, ou la biomasse, ou la valeur énergétique, représentés à un moment donné par le groupe. D'une certaine manière, une telle mesure donnerait une idée du " succès évolutif " d'un groupe. Toutefois les groupes ayant le plus d'individus ne sont sans doute pas les mêmes que ceux qui ont la plus grande biomasse ou valeur énergétique. De plus la " réussite écologique " d'un groupe ne se mesure pas nécessairement en termes quantitatifs : certaines espèces produisent à chaque génération

Source : MNHN, Paris

relativement peu de descendants, mais ceux-ci ont un taux de survie élevé, tandis que d'autres produisent un grand nombre de descendants, mais ceux-ci subissent à chaque génération une mortalité importante. En définitive, la seule mesure réelle de la " réussite " ou du " succès " d'un groupe est sa survie et sa perpétuation, et seule l'*extinction* relative des espèces dans différents groupes pourrait en donner une estimation négative (voir aussi à ce sujet WAKE, ROTH & WAKE, 1983).

D'autres critères de type écologique pourraient être utilisés, par exemple la diversité écologique, estimée en se fondant sur les " distances écologiques " évoquées ci-dessus. Indépendamment des problèmes pratiques posés par une telle mesure, elle poserait les mêmes problèmes théoriques que la distance phénétique envisagée ci-dessus : elle permettrait de comparer des taxons, mais pas de les définir.

ILLIES (1970) a récemment proposé un critère intéressant pour définir les genres : la coexistence écologique de deux espèces serait considérée comme signifiant que celles-ci doivent être attribuées à deux genres distincts. Il s'agit d'un critère non arbitraire quant à l'exclusion, au sens de SIMPSON (1951, 1961). Ainsi que nous l'avons vu, il s'agit là, comme pour le critère d'hybridabilité, d'un critère taxinomique relationnel. Toutefois, malgré son intérêt ce critère ne nous paraît pas pouvoir être utilisé pour reconnaître les genres. En effet s'il est vrai que les niches écologiques de deux espèces ne peuvent être identiques, il existe souvent un large recouvrement entre les niches des espèces qui occupent une même zone adaptative, la zone adaptative étant plus large que chacune des niches qui la composent. L'application du critère d'exclusion écologique proposé par ILLIES (1970) aboutirait dans la pratique à multiplier considérablement les noms de genres, et à vider largement la notion de genre de toute signification phylogénétique. Il pourrait néanmoins être intéressant d'explorer plus avant ce type de critères, en prenant en compte non seulement la dimension spatiale des niches des espèces (cohabitation) mais encore d'autres dimensions de celles-ci (compétition au niveau des ressources, de la niche sonore, etc.). Des critères s'appuyant sur de telles analyses pourraient s'avérer utiles pour définir certains taxons supraspécifiques et infragénériques (sous-genre, groupe d'espèces, etc. ; voir ci-dessous).

Âge absolu des taxons

Un critère séduisant pour rendre les taxons équivalents d'un groupe à l'autre est celui de l'âge absolu des taxons. Ce critère, initialement proposé par HENNIG (1936, 1950, 1966) et adopté par divers auteurs (KIRIAKOFF, 1954, 1965 ; CROWSON, 1970 ; etc.), pose des problèmes pratiques d'application qui paraissaient insurmontables il y a peu (voir par exemple la discussion de cette question dans DUPUIS, 1979 : 47-50). Récemment, SIBLEY & AHLQUIST (1982) ont affirmé que les méthodes d'hybridation de l'ADN permettraient de dater de manière fiable les cladogenèses ayant séparé des lignées menant à des espèces actuelles, et ont suggéré d'employer ce critère pour déterminer les rangs des taxons. En réalité, comme l'ont souligné par exemple SIMPSON (1962) et MAYR (1969 : 72, 230, 1974 b), et comme nous l'avons rappelé ci-dessus, l'emploi d'un tel critère n'a de sens que dans le cadre de la conception cladiste de la classification (celle-ci étant censée traduire directement l'arbre phylogénétique), mais pas dans celui de la conception synthétique ou évolutionniste de celle-ci : le fait d'attribuer le même rang à des taxons de même âge, indépendamment du fait qu'ils aient ou non subi une diversification importante depuis leur apparition, appauvrit singulièrement le contenu en information de la classification, qui ne donne plus aucune indication sur les taux d'évolution différents d'un groupe à l'autre, sur les passages dans des zones adaptatives différentes, etc. Pour cette raison, bien qu'il ait l'avantage sur de nombreux autres critères d'être objectif et non arbitraire (du moins sous la forme préconisée par SIBLEY & AHLQUIST, 1982), nous pensons que ce critère ne doit pas être employé pour déterminer les rangs des taxons. En revanche, il est bien évident que la distance génétique entre espèces mesurée par le critère très sensible de l'hybridation de l'ADN est d'un très grand intérêt pour déterminer les relations phylogénétiques entre espèces, pour l'étude des taux d'évolution, etc.

Critère métataxinomique de VAN VALEN

Un critère simple de comparaison des classifications entre elles est le nombre d'espèces et de

Source : MNHN, Paris

taxons supérieurs de chaque catégorie dans le groupe étudié. Un tel critére permettrait de mettre en évidence des disparités entre les groupes : ainsi, si l'on compare la famille " moyenne " d'Insectes à la famille " moyenne " de Mammifères, on constate que la première comporte bien plus d'espéces que la deuxiéme ; la différence est moins sensible pour le nombre de genres (VAN VALEN, 1973 : 333). Comme certains critéres écologiques évoqués ci-dessus, un critére de ce type mesurerait grossiérement le " succès évolutif " d'un groupe. Toutefois la signification du nombre de taxons pris en soi n'est pas claire, car divers facteurs interfèrent avec ce nombre : la taille des espéces, la " largeur " de la zone adaptative occupée par le groupe, la présence ou non d'autres groupes animaux dans cette zone, etc. Le critére ne peut donc pas être employé pour homogénéiser la classification de différents groupes, bien que cela ait été envisagé et même mis en pratique par certains systématiciens ayant une conception empiriste de la classification.

Si de tels critéres ne peuvent être employés pour construire une classification, ils permettent en revanche de comparer des classifications entre elles. Un certain nombre d'auteurs déjá se sont intéressés á cette question et ont produit des analyses quantitatives des classifications zoologiques (WILLIAMS, 1951 ; MANDELBROT, 1956 ; MAYR & SHORT, 1970 ; CLAYTON, 1972 ; VAN VALEN, 1973 ; GORHAM, 1977 ; BOCK & FARRAND, 1980 ; STOYAN, STOYAN & FIKSEL, 1983). À cet égard, l'analyse la plus intéressante nous paraît être celle de VAN VALEN (1973). Cet auteur a proposé un nouveau critére, qu'il appelle " critére métataxinomique ", pour analyser les classifications biologiques et pour établir si les catégories occupent des " positions " similaires dans la classification d'un groupe á l'autre. La " position " de chaque catégorie est déterminée, pour chaque groupe, par le nombre de taxons appartenant á la catégorie, en rapport avec le nombre total d'espéces du groupe (pour plus de clarté et de détails, voir le Tableau II, la fig. 2 et leurs légendes). Comme le montre la fig. 2 et comme nous le discuterons de maniére plus approfondie ci-dessous, en fonction de ce critére certaines classifications peuvent être décrites comme "équilibrées", d'autres comme " trop divisées" et d'autres comme " trop rassemblées ". La signification de ces différences n'est pas claire, toutefois VAN VALEN (1973 : 341) note :

> " Although there is no apparent reason other than symmetry why categories should tend to be equally spaced, it is interesting that the two most studied groups of animals, the Chordata and Insecta, approach equal spacing more closely than any other major taxa except perhaps the Platyhelminthes and Protozoa. "

Il est permis de supposer que, lorsque ce critére est appliqué á des groupes suffisamment importants (phylums comportant des milliers d'espéces et de taxons supérieurs), le résultat global " gomme " les disparités qui peuvent exister á petite échelle quant á la " qualité " de la classification en vigueur (groupes ayant fait l'objet de révisions plus ou moins récentes, par des auteurs plus ou moins diviseurs ou rassembleurs, partisans de telle ou telle théorie de la classification, etc.), et traduit de maniére synthétique les particularités de la classification étudiée, autorisant par lá-même des comparaisons. Il s'agirait donc d'un bon critére de " systématique comparée ", au sens de MAYR & SHORT (1970) ou de BOCK & FARRAND (1980).

Le critére métataxinomique de VAN VALEN est donc intéressant car il permet de comparer des classifications et d'en déduire éventuellement certains faits concernant, soit la validité d'une classification, soit les modalités évolutives au sein d'un groupe (voir ci-dessous), mais il ne permet pas lui non plus á lui seul de définir les taxons et de les rendre équivalents d'un groupe á l'autre. Il pourrait permettre de le faire dans le cadre d'une conception totalement empirique de la classification, dans laquelle le seul objectif recherché serait de construire un systéme d'identification le plus " pratique " possible : dans ce cadre, il faudrait á tout prix modifier les classifications existantes de maniére á les rendre les plus " équilibrées " ou " symétriques " possible, une classification où les catégories seraient équidistantes étant la plus riche en contenu d'information. Au contraire, dans le cadre d'une conception évolutionniste de la systématique, il est

Source : MNHN, Paris

TABLEAU II. — Nombre de taxons actuels des quatre principales catégories de la hiérachie linnéenne (espèce, genre, famille, ordre) dans les six classes de Vertébrés Gnathostomes, et positions de ces catégories sur l'axe espèce-classe, calculées d'aprés la méthode d'analyse de VAN VALEN (1973), légérement modifiée : ici les catégories de l'espèce et de la classe ont été prises comme extrémités de l'axe, et les valeurs respectives de 0 et 1 leur ont été attribuées ; la position P de chacune des autres catégories est donnée par la relation $P = (1 - R) \times 100$, oú R est le rapport du logarithme du nombre de taxons de cette catégorie au logarithme du nombre d'espéces de la classe (cette position peut aussi être déterminée graphiquement, comme le montre VAN VALEN, 1973).

N = nombre de taxons de la catégorie dans la classe. P = position de la catégorie.

Sources des données numériques sur les taxons : (1) NELSON, 1984 ; (2) DUBOIS, 1977 b, 1985 a ; (3) DUELLMAN, 1979 ; (4) BOCK & FARRAND, 1980 ; (5) ANDERSON & JONES, 1967 ; (6) VAN GELDER, 1977, 1978.

Classe	Références	Espéces (S)	Genres (G)		Familles (F)		Ordres (O)	
		N	N	P	N	P	N	P
Chondrichthyes (CH)	1	793	151	24,8	25	51,8	6	73,2
Osteichthyes (OS)	1	20857	3881	16,9	418	39,3	42	62,4
Amphibia (AM)	2, 3	3343	380	26,8	36	55,9	3	86,5
Reptilia (RE)	3	5954	885	21,9	46	55,9	6	79,4
Aves (AV)	4	9021	2045	16,3	160	44,3	28	63,4
Mammalia (MA)	5	4060	1004	16,8	122	42,2	20	64,0
"	6	—	960	17,4	—	—	—	—

intéressant de constater des disparités dans la classification d'un groupe á l'autre, car celles-ci peuvent traduire l'existence de phénoméne évolutifs différents ; nous y reviendrons.

Critère d'hybridabilité

En ce qui concerne enfin le critére de l'hybridation, VAN VALEN (1973 : 334) estime qu'il ne peut être retenu comme critére permettant de rendre les taxons équivalents d'un groupe à l'autre :

> " Because it is affected by sympatry, is possible only for low categories, and can be oligogenic or even monogenic, it does not seem to be a good estimator. "

Il estime de plus que ce critére revient probablement au même que le critére de " diversité génotypique " discuté ci-dessus : ce faisant il ignore la différence entre génes de structure et génes de régulation sur laquelle nous avons insisté dans le présent travail.

D'autres auteurs ont également estimé que l'hybridation interspécifique ne pouvait donner des renseignements utiles pour établir la classification supraspécifique, en raison de la variabilité des résultats de l'hybridation entre espèces jugées, par d'autres critères, trés voisines, des disparités observées entre croisements réciproques, et en général de la mauvaise corrélation entre les résultats de l'hybridation et la classification existante (voir p. ex. : MONTALENTI, 1938 ; MOORE, 1955 ; COUSIN, 1967). Ces auteurs n'ont pas pris conscience que les résultats négatifs de l'hybridation n'ont pas la même valeur que les résultats positifs.

L'argumentation présentée ici, en revanche, s'appuie sur la signification toute particulière que nous attribuons á la réussite de l'hybridation. Selon cette interprétation, le critére d'hybridabilité a une profonde signification biologique synthétique, qui dépasse largement la signification de chaque critére morphologique, moléculaire, écologique ou autre pris isolément. À la lumiére de ce critére, le genre cesse d'être une catégorie artificielle pour devenir, au même titre que l'espéce, une catégorie de systématique évolutive, traduisant l'existence de phénoméne évolutifs réels dans la nature. Les groupes ainsi définis sont équivalents, en termes génétiques fonctionnels, les uns des autres. Au sein de chacune de ces " unités génétiques ", la variance des systémes de régulation génétique reste suffisamment modérée pour autoriser le maintien d'une possibilité de développement hybride entre deux éléments de cette unité.

Source : MNHN, Paris

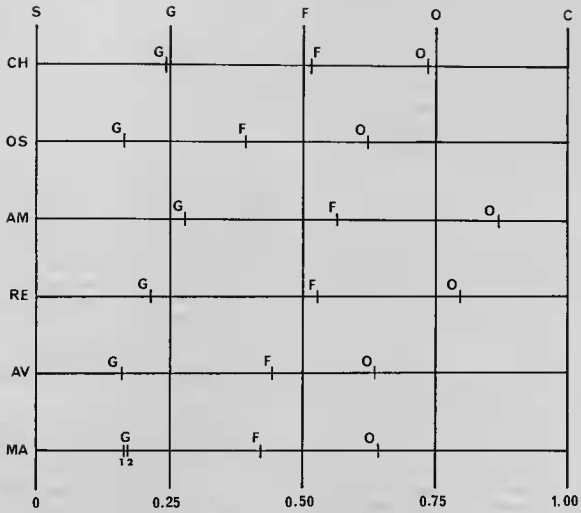

FIG. 2. — Positions des principales catégories de la hiérarchie linnéenne dans les six classes de Vertébrés Gnathostomes (espèces actuelles seulement ; d'après les valeurs du Tableau II).

Dans une classification strictement " équilibrée " ou " symétrique ", les positions des catégories intermédiaires seraient régulièrement espacées entre les deux extrémités (0,25 pour le genre, 0,50 pour la famille, 0,75 pour l'ordre). Quand les valeurs observées sont inférieures à ces valeurs " attendues " (c'est-à-dire quand le point observé se situe à gauche de la ligne verticale correspondant à la valeur " attendue "), la classification de la classe peut être décrite comme " trop divisée " en vertu du critère métataxinomique de VAN VALEN ; au contraire, quand ces valeurs sont supérieures aux valeurs " attendues " (ou quand le point est situé à droite de la ligne verticale), la classification peut être qualifiée de " trop rassemblée " selon ce critère.

Pour la signification des abréviations, voir le Tableau II. Pour la classe des Mammifères, la position de la catégorie genre est figurée selon deux classifications génériques différentes (voir texte) : (1) ANDERSON & JONES, 1967 ; (2) VAN GELDER, 1977, 1978.

Source : MNHN, Paris

Le critère d'hybridabilité permet donc de reconnaître des taxons réels (définis par un critère relationnel, objectif, non-arbitraire) et équivalents entre eux d'un groupe à l'autre. De tels critères étant rares, il importe de bien utiliser celui-ci, et de le définir de manière à rendre son emploi le plus général possible à l'échelle de l'ensemble du règne animal. À cet égard, deux des aspects de notre proposition peuvent être discutés de manière plus détaillée : (1) le choix du stade de développement retenu pour considérer que l'hybridation entre deux espèces a réussi ; (2) la décision d'attribuer le rang de genre au taxon défini par ce critère d'hybridabilité.

Choix du stade de développement

Afin de décider que l'hybridation entre deux espèces est " réussie ", il faut disposer d'un stade de référence, stade minimum à atteindre par le produit hybride. À cet égard, la proposition de Van Gelder (1977) diffère légèrement de la nôtre, puisque cet auteur proposait le critère de " naissance d'un jeune vivant ", tandis que nous proposions celui de l' " obtention d'un hybride adulte viable " (Dubois, 1981 a). Ce dernier critère nous paraît devoir être retenu, car il a une plus grande généralité dans l'ensemble du règne animal que celui de la naissance. Quasiment toutes les espèces animales (sauf peut-être certains Protozoaires) possèdent un stade adulte, caractérisé par la maturité sexuelle et la capacité de se reproduire, et s'opposant en cela aux stades qui le précèdent (embryon, larve, jeune, immature, etc.). Ces derniers n'ont aucune généralité, pas plus que les stades de la naissance, de l'éclosion, de la métamorphose, etc., qui peuvent se présenter à des moments fort différents du développement d'un groupe à l'autre. La notion de " naissance " telle que l'emploie Van Gelder (1977) n'a de validité que pour les Mammifères et d'autres animaux vivipares.

Chez la plupart des animaux, si le stade adulte se *définit* par l'acquisition de la maturité sexuelle et de la capacité de se reproduire, ce stade peut se *reconnaître* à bien d'autres caractères (taille, morphologie, comportement). Ceci permet d'employer ce critère même dans le cas des hybrides inféconds, qui n'ont certes pas la capacité de se reproduire mais ont néanmoins atteint le stade de développement adulte, ce qui, pour les raisons données plus haut, suffit à notre avis pour considérer qu'une hybridation est " réussie ".

En ce qui concerne les Mammifères, l'expérience montre que de nombreux hybrides qui parviennent vivants à la naissance ont ensuite une croissance à peu près normale et vivent en général jusqu'à l'âge adulte : d'un point de vue purement pratique, l'application de notre critère de l'adulte viable ne donnerait pas de différence sensible par rapport au critère du nouveau-né vivant de Van Gelder (1977).

Choix du rang taxinomique

Le concept de *coenospecies* de Turesson (1922) et ses synonymes (voir Bernardi, 1980), parmi lesquels figure le *syngaméon* au sens de Cuénot & Tétry (1951) mais pas de Lotsy (1918), s'applique à un ensemble d'espèces susceptibles de donner des hybrides viables au laboratoire, qu'elles en soient ou non capables dans la nature.

Les quelques auteurs qui ont jusqu'à présent fait usage du terme de coenospecies (ou de ses synonymes) désignaient par ce terme un ensemble d'espèces dépourvu de signification taxinomique : la coenospecies englobait pour eux parfois plusieurs genres, alors que dans d'autres cas plusieurs coenospecies étaient maintenues dans le même genre.

Les propositions qui précèdent, en revanche, reviennent à dire qu'il serait bon, en raison de la grande signification biologique de la catégorie non taxinomique de la coenospecies, de faire coïncider celle-ci avec la catégorie taxinomique du genre. Le choix de cette dernière catégorie pourrait être discuté. On pourrait envisager de faire coïncider la coenospecies avec une catégorie soit inférieure (sous-genre) soit supérieure (tribu, sous-famille, ou même famille) au genre. Dans quelques cas, une telle proposition aurait l'avantage d'entraîner moins de bouleversements taxinomiques : c'est ainsi que chez les Oiseaux, où, comme nous le verrons, l'application de notre critère modifierait considérablement la classification générique (et, partant, familiale et ordinale), il pourrait paraître indiqué de faire coïncider la coenospecies avec la famille, ce qui modifierait bien moins la classification actuelle. Mais, l'objectif de notre proposition étant d'homogénéiser la systématique dans les différents groupes, ce qu'on " gagnerait " du côté des Oiseaux, on le " perdrait " dans tous les autres groupes, où il

Source : MNHN, Paris

faudrait élever les genres au rang de famille : en définitive, le bouleversement serait le même, mais il porterait sur d'autres groupes que les Oiseaux.

Le choix de la catégorie genre pour la coenospecies nous a été quasiment imposé par un ensemble de raisons. Tout d'abord, une raison intuitive. Le genre est la première catégorie supérieure importante, et il paraît logique de faire intervenir à ce niveau la première rupture importante au-dessus de l'espèce : les espèces sont des pools géniques protégés les uns des autres, les genres des unités génétiques définitivement isolées les unes des autres, mais au sein desquelles, au moins dans des conditions artificielles, il peut exister des échanges, des relations. C'est bien ce qu'ont ressenti aussi tous les autres auteurs qui ont proposé l'emploi d'un critère d'hybridabilité en systématique supraspécifique (SIMPSON, 1961 ; VAN GELDER, 1977 ; PLATEAUX, 1981) : ils ont tous suggéré d'utiliser le genre, et non pas la famille ou une autre catégorie, pour réunir les espèces hybridables.

Il se trouve par ailleurs que le choix de cette catégorie modifie relativement peu, sauf dans des cas exceptionnels comme les Oiseaux, la classification générique de nombreux groupes, comme si le critère avait déjà été plus ou moins inconsciemment utilisé par les systématiciens depuis longtemps. Le genre ainsi défini coïncide du reste en général bien avec le genre que permettent de reconnaître les autres critères " synthétiques " dont nous avons fait état plus haut, notamment le critère " écologique " (INGER, 1958). C'est du reste cette concordance qui a attiré notre attention et nous a amené à formuler le concept de géniation, tel que nous le définissons plus bas.

Notons enfin que l'emploi du critère d'hybridabilité au niveau de la catégorie genre donnera des résultats assez équilibrés à la lumière du critère métataxinomique de VAN VALEN, comme nous le discutons ci-dessous, alors que si l'on voulait faire coïncider la coenospecies avec une catégorie plus élevée comme la famille, cela entraînerait un déséquilibre important, selon ce critère, dans les classifications.

LE CRITÈRE D'HYBRIDABILITÉ ET LA CLASSIFICATION DES VERTÉBRÉS GNATHOSTOMES

INTRODUCTION

Nous avons ci-dessus présenté le critère métataxinomique de VAN VALEN (1973). L'application de ce critère aux classifications actuelles des six classes de Vertébrés Gnathostomes (Tableau II, fig. 2) permet de mettre en évidence l'existence de trois types de classifications (DUBOIS, 1988) :

(1) un type " équilibré " ou " symétrique " (" balanced " or " symmetric " pattern), dans lequel les principales catégories de la hiérarchie linnéenne (espèce, genre, famille, ordre, classe) sont grossièrement équidistantes : seule la plus petite classe de Vertébrés, celle des Chondrichthyens, possède actuellement une classification de ce type ;

(2) un type " trop rassemblé " (" overlumped " pattern), dans lequel les taxons des catégories intermédiaires (genre, famille, ordre) ne sont " pas assez nombreux ", du moins en vertu de l'échelle du critère métataxinomique : une telle classification s'observe pour les Amphibiens et partiellement (seulement pour les catégories les plus élevées, mais pas au niveau du genre) pour les Reptiles ;

(3) un type " trop divisé " (" oversplit " pattern), dans lequel les taxons des catégories intermédiaires sont " trop nombreux " en fonction du critère : les trois classes des Ostéichthyens, des Oiseaux et des Mammifères présentent des classifications de ce type.

Comme nous l'avons relevé ci-dessus, la signification de la structure " équilibrée " ou non, en vertu de ce critère, de la classification d'un

Source : MNHN, Paris

groupe est loin d'être claire, mais on peut dans un premier temps penser à deux facteurs qui peuvent être responsables d'une classification non équilibrée : (1) des erreurs au niveau de la construction de la classification (mauvaise appréciation des caractères, manques d'informations, etc.) ; (2) des particularités propres au mode d'évolution du groupe étudié.

La confrontation du critère métataxinomique de VAN VALEN avec le critère d'hybridabilité dans l'ensemble des Vertébrés Gnathostomes peut nous apporter des informations supplémentaires dans ce domaine.

Il est ainsi frappant de constater que ce sont précisément les trois classes qui apparaissent " trop divisées " en vertu du critère métataxinomique de VAN VALEN (Ostéichthyens, Oiseaux, Mammifères) qui possèdent le plus grand nombre d' " hybrides intergénériques ", et donc chez lesquelles l'application du critère d'hybridabilité réduirait le plus le nombre de genres, et, par voie de conséquence, des autres taxons supérieurs.

AMPHIBIENS ET REPTILES

Chez les Amphibiens, quasiment toutes les hybridations susceptibles de donner des adultes viables connues jusqu'à présent (MONTALENTI, 1938 ; MOORE, 1955 ; BLAIR, 1972 b ; etc.) ont lieu entre espèces qui sont traditionnellement classées dans le même genre. Deux exemples seulement d'hybridations " intergénériques " dans cette classe nous sont connus jusqu'à présent : entre les " genres " *Hyla* et *Pseudacris* (RALIN, 1970) et entre les " genres " *Pleurodeles* et *Tylototriton* (FERRIER, BEETSCHEN & JAYLET, 1971). Dans les deux cas le fait de réunir les deux genres, tout en maintenant le nom du deuxième comme sous-genre du premier (DUBOIS, 1982 a, 1984 b), ne pose aucun problème particulier, et éclaire même d'un jour nouveau les relations phylogénétiques dans les groupes en question. À l'échelle de la classification de l'ensemble des Amphibiens, ces modifications n'ont quasiment aucun effet.

Il en va de manière similaire chez les Reptiles, où l'on ne connaît pour l'instant aucun hybride adulte qui apparaisse comme " intergénérique " en fonction de la classification actuelle (MERTENS, 1950, 1956, 1964, 1968, 1972 ; ARNOLD, 1973). Or, selon le critère métataxinomique de VAN VALEN, les classifications des Amphibiens et des Reptiles apparaissent peu éloignées d'un type " équilibré " ou " symétrique ". Au niveau du genre, les Reptiles apparaissent un peu trop divisés, et aux autres niveaux, un peu trop rassemblés ; les Amphibiens apparaissent un peu trop rassemblés aux niveaux du genre et de la famille, et bien trop rassemblés au niveau de l'ordre. Il est donc " logique ", si les deux critères sont congruents, que le critère d'hybridabilité puisse être appliqué sans entraîner de réduction sensible du nombre de genres, ni de taxons supérieurs.

OSTÉICHTHYENS

Il en va fort différemment pour les classes des Ostéichthyens, des Oiseaux et des Mammifères : les hybrides " intergénériques " y sont nombreux, et la réunion de genres qu'imposerait l'emploi du critère d'hybridabilité devrait probablement être suivie par une réunion de familles et autres taxons supérieurs, car sinon de nombreux taxons supragénériques se retrouveraient monogénériques ou presque.

Chez les poissons osseux, les hybrides " intergénériques " potentiels sont abondants (MOENKHAUS, 1910 ; HUBBS, 1955 ; MCALLISTER & COAD, 1978 ; DAGET, 1983). Une analyse plus fine montre que ces hybrides sont bien plus abondants chez les poissons d'eau douce que chez les poissons marins (HUBBS, 1955 ; DAGET, 1983), ce qui peut s'expliquer partiellement par les disparités fondamentales entre les deux types d'environnements, notamment en termes de diversité et de stabilité (HUBBS, 1955), et par le fait que les deux groupes manifestent certainement des différences importantes dans leurs mécanismes de spéciation,

Source : MNHN, Paris

" qui font surtout appel, dans les eaux continentales, à l'isolement de position et au morcellement des niches écologiques, alors que, dans les eaux marines, ils sont principalement fondés sur l'isolement de reproduction. " (DAGET, 1983 : 401).

MAMMIFÈRES

Chez les Mammifères, les hybrides " intergénériques " potentiels sont également nombreux (GRAY, 1972). VAN GELDER (1977, 1978) a entrepris une révision de la classification générique de ce groupe en se fondant sur le critère décrit ci-dessus (une hybridation est considérée " réussie " lorsqu'elle donne au moins un nouveau-né viable). Pour le moment, ces travaux ont amené cet auteur à rétrograder 44 noms de genres de Mammifères au rang de sous-genres ou même de synonymes d'autres noms génériques. Avec cette opération, le nombre de genres de Mammifères passe donc de 1 004 (selon ANDERSON & JONES, 1967) à 960. La conséquence de cette réduction dans le cadre de l'emploi du critère métataxinomique de VAN VALEN est montrée sur la fig. 2 : bien qu'elle tende à diminuer la différence entre la valeur observée pour la position de la catégorie genre et la valeur " attendue " dans le cas d'une classification équilibrée, cette diminution est faible et les Mammifères restent sensiblement " trop divisés " même après cette action. Trois explications de ce phénomène peuvent être avancées, qui sont probablement toutes trois en partie vraies :

(1) Il subsiste certainement d'autres cas d' " hybridation intergénérique " potentielle chez les Mammifères, qui n'étaient pas encore connus lors des revues de VAN GELDER (1977, 1978). Il est notamment probable que des hybridations artificielles, dans des conditions permettant d'éviter les mécanismes pré- et post-éjaculatoires d'isolement (fécondation artificielle et culture de l'embryon *in vitro* en particulier) permettront de découvrir bien d'autres hybridations intergénériques potentielles chez les Mammifères. Lorsque celles-ci seront prises en compte, le nombre de genres de cette classe continuera à décroître.

(2) Comme nous l'avons vu plus haut, le critère d'hybridabilité n'est que l'un des critères qui peuvent être employés pour reconnaître les genres comme des unités génétiques, phylogénétiques et écologiques. À la lumière de ces divers critères, il est probable que le nombre de genres de Mammifères diminuerait encore plus.

(3) Comme nous l'avons vu également, il n'y a à présent aucune raison sérieuse de croire qu'une classification " équilibrée " ou " symétrique " selon le critère métataxinomique de VAN VALEN soit " meilleure " ou " plus naturelle " qu'une autre. Au contraire, un écart par rapport à cette structure " équilibrée " peut correspondre à une réalité, et être l'indication de l'existence de certaines particularités propres au groupe étudié. Il peut notamment traduire le fait que les caractéristiques de l'évolution de ce groupe sont atypiques par rapport à celles des groupes voisins. En ce qui concerne les Mammifères, tout indique que ce groupe a manifesté une évolution particulièrement rapide au niveau des systèmes de régulation génétique, de la morphologie, de la caryologie, et de la perte de l'aptitude à s'hybrider entre espèces voisines (MAXSON, SARICH & WILSON, 1973 ; WILSON, MAXSON & SARICH, 1974 ; WILSON, SARICH & MAXSON, 1974 ; KING & WILSON, 1975 ; WILSON, 1975 ; WILSON *et al.*, 1977 ; WILSON, CARLSON & WHITE, 1977 ; CHERRY, CASE & WILSON, 1978 ; CHERRY *et al.*, 1979, 1982 ; BENGTSSON, 1980 ; LARSON, PRAGER & WILSON, 1984 ; etc.). Il est donc vraisemblable que la structure " trop divisée " de la classification supraspécifique de ce groupe correspond au moins en partie à la réalité.

Cet exemple permet de percevoir concrètement l'intérêt de l'usage de critères de standardisation, comme celui de l'hybridabilité : le fait que même après l'emploi de ce critère (et d'autres critères synthétiques) la classification d'un groupe reste " atypique " par rapport à la classification " moyenne " ou " équilibrée ", ou par rapport

Source : MNHN, Paris

aux classifications des groupes voisins, pourra attirer l'attention sur des particularités propres à l'évolution de ce groupe, et stimuler des recherches sur les mécanismes évolutifs responsables de ces disparités. Ceci ne sera pas possible si l'on ne dispose d'aucun critère permettant de rapporter toutes les classifications á un même " étalon ".

Oiseaux

La classification des Oiseaux donnera un exemple négatif confirmant cette interprétation. Le nombre d' " hybrides intergénériques " dans cette classe est trés élevé (Gray, 1958 ; Prager & Wilson, 1975 ; Milstein, 1979). L'emploi du critére d'hybridabilité entraînerait un changement radical de la systématique de cette classe, et tout particuliérement de certaines de ses familles, telle celle des Anatidae (Johnsgard, 1960), oú le nombre d'hybrides " intergénériques " est trés grand. Une telle modification serait-elle catastrophique, comme semblent le penser certains ornithologistes, ou correspondrait-elle á un besoin réel ?

Le fait que, par comparaison avec d'autres groupes, la classification des Oiseaux soit excessivement divisée, a déjá été souligné á maintes reprises (voir p. ex. : Sibley, 1957 ; Crowson, 1970 ; Prager & Wilson, 1975 ; Bock & Farrand, 1980 ; Dubois, 1982 a ; Sibley & Ahlquist, 1982 ; Pasteur, 1985 a). Un effort sensible de réduction du nombre des taxons supraspécifiques de cette classe, qui était extrêmement élevé au début du siécle, a déjà été effectué depuis par les ornithologistes. Il reste que la classification actuelle est encore bien trop divisée, et notamment que le nombre de genres est bien trop élevé, comme y insiste particuliérement Crowson (1970) :

> " We cannot help feeling that students of birds and of moths would be better zoologists and better systematists if, despite the difficulties, they seriously tried to observe and appreciate the generic characters in their animals. " (Crowson, 1970: 51).
>
> " The desirable trend now would be to reduce large numbers of currently accepted genera to the level of subgenera or even species-groups (...), and at least the idealists among us may hope that a change so clearly in the interests of the scientific majority is almost bound to come about. " (Crowson, 1970: 298).

Il est intéressant de constater que nombreux sont les ornithologistes qui, en rapportant la découverte d'hybrides naturels ou l'obtention d'hybrides artificiels entre espéces d'Oiseaux classées dans des genres différents, exprimèrent des doutes quant á la validité de la séparation de ces genres. Toutefois, la force de la tradition aidant, ils se contentèrent en général de formuler ces doutes dans la *Discussion* de leur travail, sans aller jusqu'á réunir les espéces des deux genres en un seul, comme permettent de l'illustrer, sans aucun souci d'exhaustivité, ces quelques citations tirées de notes consacrées á des hybrides " intergénériques " d'Oiseaux :

> " That these two species should be considered members of different genera, in the light of the present evidence, seems open to question. " (Williamson, 1957: 122).
>
> " a serious study of the generic limits in the Trochilidae is in order. " (Banks & Johnson, 1961: 26).
>
> " The discovery of this new intergeneric North American hybrid hummingbird combination (...) lends additional support to the oft-expressed view (...) that the time is ripe for a thorough study of the generic limits within the Trochilidae. " (Lynch & Ames, 1970: 212).
>
> " The existence of the hybrid, and its mating with *T. verticalis*, emphasize the close relationship between *T. verticalis* and *M. forficata* and support the proposal advanced by Smith (...) that *M. forficata* be placed in the genus *Tyrannus*. " (Davis & Webster, 1970: 42).

Source : MNHN, Paris

" it is clearly apparent that serious consideration should be given to merging the genera *Lophortyx* and *Callipepla* with *Colinus*." (JOHNSGARD, 1970: 87).

" Because of the general morphological similarity of swallows, Mayr and Bond (...) questioned the reality of generic limits in this family and suggested that grounds for separating *Petrochelidon* from *Hirundo* were particularly weak. The occurrence of hybridization between *Hirundo* and *Petrochelidon* and the biochemical evidence of close genic similarity between *H. rustica* and *P. fulva* strongly support this view-point. " (MARTIN & SELANDER, 1975: 364).

On peut s'interroger sur les causes de l'extrême division de la classification des Oiseaux. L'une d'entre elles est certainement le fait que cette classe a été l'objet d'un nombre très élevé de travaux : il est en effet fréquent que les groupes très bien connus soient excessivement divisés par rapport aux groupes voisins moins étudiés (voir á ce sujet CROWSON, 1970 : 48-49). Par ailleurs beaucoup de genres d'Oiseaux, notamment parmi les espéces diurnes, " reposent " sur des caractéres du plumage, et souvent du plumage des seuls mâles. L'importance accordée par les systématiciens á ces caractéres est certainement en rapport avec le fait qu'il s'agit de caractéres trés visibles, parfois spectaculaires, et que l'homme, espéce dont la vue est plus développée que les autres sens, a tendance á privilégier les caractéres accessibles á ce sens par rapport á d'autres.

Lors de la Table Ronde de la Société Zoologique de France sur " Genre, sous-genre et groupe d'espéces " (Paris, 14 mars 1978), Philippe DREUX insista sur le fait que la systématique des Oiseaux serait certainement bien moins divisée si abstraction avait été faite du plumage pour l'établir. Concernant les Faisans, parmi lesquels les hybrides " intergénériques " connus sont nombreux (voir GRAY, 1958), il résuma plaisamment cette constatation : " Plumez-les, on ne les reconnaîtra pas, même au goût ! " (DUBOIS, 1982 a : 32).

La signification évolutive des différences importantes dans le plumage des mâles qui s'observe fréquemment entre espéces d'Oiseaux diurnes par ailleurs trés voisines est fort claire : il s'agit de mécanismes d'isolement pré-éjaculatoires permettant d'éviter l'hybridation entre ces espéces en sympatrie. Il s'agit donc de caractéres liés á la *spéciation*, et non de caractéres traduisant une divergence plus accentuée. Le rôle tenu par les différences de plumage (et aussi de chant, de pariade nuptiale, etc.) chez les Oiseaux diurnes est tenu par d'autres caractéres dans d'autres groupes d'animaux. C'est ainsi que chez les Amphibiens Anoures le chant des mâles joue un rôle fondamental dans l'isolement pré-éjaculatoire entre espéces : chez ces animaux il est fréquent de rencontrer des espéces morphologiquement identiques ou très ressemblantes mais ayant des chants fort différents. Une classification des Anoures qui accorderait au chant une importance exagérée, comparable á celle que les ornithologistes accordent parfois aux caractéres du plumage, pourrait amener á classer ces espéces dans des genres différents. Il en irait de même pour une classification des micromammiféres qui reposerait principalement sur des critéres olfactifs.

On doit á SIBLEY (1957) un intéressant article oú des idées voisines de celles qui précédent sont exprimées de maniére plus détaillée, et oú cet auteur écrit fort justement :

" The high incidence of monotypic genera in groups of sexually dimorphic visual animals is due to erroneous human evaluation of the taxonomic value of signal characters. Morphological structures evolved under the selection pressure of deleterious hybridization and/or sexual selection seem highly ' specialized ' to the intelligent discrimination of the human taxonomist who therefore accords them generic rank on a ' degree of difference ' basis. This is a coincidental result of the fact that we too are visual animals and hence can and do utilize visible characters in taxonomy. It is significant that ' intergeneric ' hybrids are found almost exclusively in visual animals, principally birds and, to some extent, fish. It is apparent that genera in such groups should not be based only upon secondary sexual characters nor upon characters which have been reinforced by selection against hybrids since these, inevitably, are *species* characters. " (SIBLEY, 1957: 187).

Source : MNHN, Paris

Il semble donc que la réduction du nombre de genres d'Oiseaux qu'entraînerait l'emploi du critère d'hybridation tel que nous l'avons proposé serait une opération salutaire : les genres ainsi définis auraient bien plus de signification biologique que les nombreux genres monospécifiques qui reposent à l'heure actuelle sur des caractères de plumage ou d'autres caractères traduisant une simple divergence entre espèces voisines sympatriques. Il est vraisemblable que la réduction du nombre de genres d'Oiseaux, si elle était acceptée par les ornithologistes, serait suivie d'une réduction importante du nombre de familles et d'ordres de cette classe. La classification actuelle des Oiseaux dans son ensemble paraît du reste encore susceptible de modifications importantes, malgré les nombreux travaux qui y ont déjà été consacrés. Il est en particulier possible que de telles modifications s'imposent à la suite de la réévaluation qui semble nécessaire de certains aspects de la phylogénie de ce groupe (voir à ce sujet CRACRAFT, 1972).

Ces dernières années, des travaux fort intéressants ont été consacrés à l'étude de l'évolution moléculaire des Oiseaux, et ont abouti à la conclusion relativement surprenante que la divergence, au niveau de la structure des protéines, entre taxons inférieurs d'Oiseaux est extrêmement faible par rapport à la divergence qui existe entre de nombreux autres Vertébrés de niveaux taxinomiques similaires (voir p. ex. : PRAGER *et al.*, 1974 ; AVISE & AQUADRO, 1982 ; AQUADRO & AVISE, 1982 ; AVISE, 1983 ; PASTEUR, 1985 a ; VIOT, 1985) ; il en va de même pour la divergence au niveau de la séquence de l'ADN mitochondrial (KESSLER & AVISE, 1985). Plusieurs hypothèses ont été avancées pour rendre compte de ces observations, parmi lesquelles les plus souvent mentionnées et discutées (voir p. ex. : ZINK, 1982 ; AVISE, 1983 ; KESSLER & AVISE, 1985) sont les deux suivantes : (1) les taxons d'Oiseaux étudiés auraient une origine plus récente que les taxons des autres groupes ; (2) l'évolution moléculaire serait ralentie chez les Oiseaux par rapport aux autres Vertébrés :

> " One possibility is that protein evolution is decelerated in birds: the protein 'clock' may tick at a slower pace. " (AVISE, PATTON & AQUADRO, 1980: 303).

Une troisième hypothèse, qui mérite elle aussi d'être considérée (AVISE & AQUADRO, 1982 ; SIBLEY & AHLQUIST, 1982 ; VIOT, 1985) est précisément celle selon laquelle la classification supraspécifique des Oiseaux est trop divisée.

On touche ici du doigt, une fois de plus, l'intérêt *pratique* de disposer d'un critère de standardisation comme celui de l'hybridabilité : en l'absence d'un tel critère, il reste assez gratuit de discuter de l'éventuelle accélération ou de l'éventuel ralentissement du taux d'évolution moléculaire dans un groupe animal. C'est ce qu'ont bien souligné par exemple SIBLEY & AHLQUIST (1982), qui ressentent fortement la nécessité d'un tel critère d'homogénéisation des différentes classifications. Malheureusement, le critère d'unification proposé par ces auteurs (l'âge des taxons, tel qu'il peut être estimé par l'hybridation de l'ADN) ne peut bien remplir ce rôle, pour les raisons détaillées plus haut.

Comme nous l'avons vu, en fonction du critère métataxinomique de VAN VALEN la classification actuelle des Oiseaux apparaît comme " trop divisée ", ce qui va dans le même sens que les remarques qui précèdent. Il serait fort intéressant de construire, au moins à titre indicatif, une nouvelle classification supraspécifique des Oiseaux où seraient regroupés deux à deux tous les genres dont au moins une paire d'espèces sont susceptibles de s'hybrider, puis en réduisant le nombre de familles et d'ordres en fonction de ces regroupements. À l'examen des listes d'hybrides d'Oiseaux (GRAY, 1958) et de Mammifères (GRAY, 1972) actuellement connus, il est clair que la réduction du nombre de genres entraînée par l'emploi du critère d'hybridabilité serait bien plus sensible chez les premiers que chez les seconds. La classification des Oiseaux se retrouverait, à l'issue de cette opération, certainement bien plus proche d'une classification " équilibrée " selon le critère métataxinomique de VAN VALEN que celle des Mammifères après les regroupements de genres effectués par VAN GELDER (1977, 1978) (voir Tableau II et fig. 2). C'est alors qu'il serait possible de tester valablement les hypothèses évoquées plus haut sur les différences entre les taux d'évolution des systèmes de régulation génétique entre groupes différents.

Source : MNHN, Paris

ÉTUDE CRITIQUE DE L'EMPLOI DU CRITÈRE D'HYBRIDABILITÉ POUR DÉFINIR LES GENRES

Plusieurs arguments peuvent être avancés pour ou contre l'emploi du critère défini ci-dessus pour réunir des espèces dans un même genre. Certains ont déjà été discutés ci-dessus. Il en reste quelques autres, que nous allons maintenant examiner.

QUELQUES ARGUMENTS CONTRE L'EMPLOI DE CE CRITÈRE

(1) Un premier argument consiste à dire que ce critère n'est pas toujours utilisable. Dans certains cas il ne l'est pas à cause de propriétés intrinsèques aux espèces comparées : c'est ainsi que le critère ne peut être employé en paléontologie, ni pour les espèces actuelles à reproduction uniparentale (espèces à vraie reproduction asexuée ; espèces à reproduction uniparentale dérivée de la reproduction sexuée biparentale : autofécondation, parthénogenèse, etc.). Dans d'autres cas il ne l'est pas pour des raisons purement matérielles : dans bien des groupes d'animaux, l'élevage est difficile, la fécondation artificielle ne peut être réalisée aussi aisément que chez les Amphibiens ou les Echinodermes, et il est donc très difficile ou impossible d'étudier l'hybridation au laboratoire.

En réalité un argument de ce type pourrait être employé contre la plupart des méthodes utilisées en systématique. En systématique moderne on fait appel à des données portant sur la morphologie, l'anatomie, la biochimie, la caryologie, l'écologie, l'éthologie, la bioacoustique, la parasitologie, etc. Il est bien rare que toutes ces données soient disponibles pour un groupe particulier et, en paléontologie, la seule de ces données qui soit utilisable est la morphologie des parties fossilisables des animaux. Toutefois aucun chercheur n'a, espérons-le, suggéré de n'employer en systématique aucune autre méthode que celle qui constitue le plus petit dénominateur commun à toutes les études possibles, et n'a proposé de fonder toute la systématique des animaux sur les seules parties fossilisables ! La systématique emploie le nombre le plus élevé possible d'informations concernant les êtres vivants. Dans certains cas les informations sont abondantes, dans d'autres elles le sont moins, mais il est toujours souhaitable d'en avoir le plus possible. Le critère de l'hybridabilité n'est certes pas utilisable dans tous les cas, mais ceci n'interdit nullement de faire appel à lui quand cela est possible.

En outre, on peut espérer que dans certains des groupes où ce critère est actuellement inutilisable pour de simples raisons matérielles, les progrès de nos connaissances sur la biologie de ces animaux (comportant notamment la mise au point d'élevages et la réalisation de fécondations artificielles) permettront dans l'avenir de le rendre utilisable.

En ce qui concerne les espèces à reproduction uniparentale, tout dépend de la nature plus ou moins isolée, exceptionnelle, de celles-ci. Quand il ne s'agit que de quelques espèces, à reproduction parthénogénétique par exemple, au sein d'un vaste groupe dont la plupart des espèces utilisent encore la reproduction sexuée, des analogies avec ces dernières pourront parfois aider à construire la classification, y compris au niveau générique. En revanche dans les groupes où la régle est la reproduction uniparentale, comme par exemple les Rotifères Bdelloïdes (DE BEAUCHAMP, 1965), un tel recours à l'analogie n'est guère possible et il faut se résoudre à ne pouvoir définir les genres en s'inspirant, même de manière indirecte, du critère ici proposé.

Source : MNHN, Paris

(2) On peut reprocher à ce critère son asymétrie : il ne prend en compte que les résultats positifs de l'hybridation et peut donc servir à réunir des espèces dans un genre, mais pas à séparer des genres.

Cette asymétrie est le fait de bien d'autres critères d'emploi courant en systématique. Pour n'en prendre qu'un exemple, l'un des critères qui peuvent être employés pour établir que deux populations différentes appartiennent à deux espèces distinctes repose sur le fait que l'hybridation entre individus de ces deux populations est impossible ou aboutit toujours à un échec du développement. Dans ce cas il existe un isolement génétique absolu entre les deux populations et par définition celles-ci ne peuvent appartenir à la même espèce. En revanche le résultat inverse n'autorise nullement la conclusion inverse. Le fait que deux populations puissent donner naissance à des hybrides entre elles, même éventuellement dans la nature, n'implique nullement qu'elles appartiennent à la même espèce. Des hybrides se rencontrent parfois dans la nature dans la zone d'hybridation entre deux sous-espèces d'une même espèce, parfois dans la zone de chevauchement et d'hybridation entre deux prospecies d'une même superspecies, parfois enfin, à l'état d'individus hybrides isolés, dans une zone de large sympatrie entre deux bonnes espèces. Dans tous ces cas ce sont d'autres arguments que la simple présence d'hybrides qui permettent de choisir entre ces différentes possibilités (voir p. ex. : Dubois, 1977 b ; Bernardi, 1980). Il s'agit ici aussi d'un critère asymétrique, ce qui ne l'empêche pas d'être fort utile dans le sens où il peut être employé.

(3) Une autre objection à l'emploi de ce critère est que l'adoption de celui-ci entraînerait des modifications importantes dans la systématique de certains groupes. L'importance de ces changements serait extrêmement variable selon le groupe considéré, comme nous l'ont montré les exemples pris dans la classe des Vertébrés. Nous avons ci-dessus abordé de manière relativement détaillée le problème des Oiseaux, parce que c'est sans doute dans cette classe que se pose avec le plus d'acuité le problème du bouleversement de la classification consécutif à l'application du nouveau critère. Les arguments développés ci-dessus, ou d'autres arguments voisins, sont aussi susceptibles d'être appliqués dans d'autres groupes, où les hybrides " intergénériques " sont abondants.

Quoi qu'il en soit, il n'est pas exceptionnel que l'apport d'arguments nouveaux entraîne des modifications dans la systématique d'un groupe, et ces arguments ne sauraient être rejetés sous le simple prétexte de " préserver la stabilité de la nomenclature ". La stabilité de la classification et celle de la nomenclature sont certes souhaitables en général, tant que des informations nouvelles ne contredisent pas la tradition, mais elles ne doivent pas être un frein à l'amélioration de la systématique qu'exigent parfois les progrès de nos connaissances sur les êtres vivants.

En ce qui concerne les groupes, comme les Oiseaux, où la mise en pratique du critère d'hybridabilité entraînerait des changements nomenclaturaux importants à l'échelle générique, il pourrait être bon, au moins à titre de mesure provisoire, de conserver les anciens noms de genres très connus comme noms de sous-genres.

Alors que les objections discutées ci-dessus reposent surtout sur des arguments formels et nous paraissent de ce fait peu importantes, les deux dernières objections que nous aborderons évoquent des problèmes biologiques réels et sont plus intéressantes. Dans l'état actuel des connaissances, elles ne semblent pas devoir s'avérer justifiées, mais il faut néanmoins les examiner.

(4) La première de ces objections porte sur l'interprétation que nous avons ici adoptée de la signification génétique de la réussite de l'hybridation entre deux espèces. À la suite d'autres auteurs (Whitt, Childers & Cho, 1973 ; Wilson, Maxson & Sarich, 1974 ; Whitt, Philipp & Childers, 1977 ; Wilson, Carlson & Whitt, 1977 ; Oliver, 1979 ; Philipp, Parker & Whitt, 1983 ; Parker, Philipp & Whitt, 1985 a, 1985 b ; etc.), nous avons admis que la réussite du développement d'un hybride jusqu'à l'âge adulte traduisait une forte similitude et une compatibilité des systèmes de régulation génétique des deux espèces hybridées. Une autre interprétation serait envisageable : celle selon laquelle un seul des deux systèmes de régulation génétique présents chez l'hybride serait en réalité actif. S'il se trouvait que le génome de l'une des deux espèces était totalement inactivé (réprimé) chez l'hybride, celui-ci correspondrait du point de vue de son matériel génétique actif à un individu haploïde ou parthénogénétique et le critère de l'hybridabi-

Source : MNHN, Paris

lité perdrait alors la signification biologique fondamentale que nous lui avons attribuée.

Les faits connus ne semblent nullement étayer cette hypothèse. Dans certaines hybridations entre espèces relativement éloignées, on a la preuve que certains gènes de structure de l'un ou l'autre des deux stocks parentaux sont inactifs, par suite de phènomènes de *répression*, mais la répression d'une part ne touche qu'une proportion limitée de gènes, d'autre part concerne parfois les allèles maternels, parfois les allèles paternels (voir p. ex. WHITT, CHILDERS & CHO, 1973), ce qui indique que les deux gènomes interviennent, au moins en partie, dans l'ontogenèse. Dans le cas de l'inactivation des gènes situés sur l'un des deux chromosomes X des Mammifères, l'étude de certains hybrides, les uns de Canidae et les autres d'Equidae, montre que c'est tantôt l'X maternel, tantôt l'X paternel qui est inactivé (SEROV, ZAKIJAN & KULICHKOV, 1978 a, 1978 b). Discutant les résultats d'une étude portant sur des hybrides de Téléostéens, WHITT, CHILDERS & CHO (1973 : 59) écrivent :

> " These results and those of previously published studies support the postulate that there is a positive correlation between the evolutionary distance of the parental genomes and the extent of allelic repression in the F1 hybrid. "

C'est ainsi que chez les hybrides d'espèces très voisines, il peut n'exister aucune répression allèlique (voir p. ex. CHAMPION & WHITT, 1976). En revanche, il semble que lorsque la divergence entre les deux gènomes devient trop grande, plutôt qu'une répression complète de l'un des deux et un développement " normal " dû à un seul gènome, ce qui se produit est un échec du développement. Il sera important à cet égard de suivre les travaux futurs sur l'expression génique chez les hybrides, mais dans l'état actuel des connaissances cette objection ne semble pas devoir être retenue.

(5) La dernière objection est la suivante : l'emploi de ce critère ne risquerait-il pas d'aboutir à la réunion dans un même genre d'organismes susceptibles de s'hybrider de proche en proche et constituant en quelque sorte une " chaîne " dont les maillons extrêmes seraient très dissemblables ? Une telle situation se produirait si l'hybridation est un succès entre A et B, puis entre B et C, entre C et D, et ainsi de suite sans interruption. Si tel était le cas, l'ensemble de la classification risquerait de se défaire comme un tricot, pour aboutir au maintien de quelques genres seulement au sein de chaque grand groupe !

Face à cette hypothèse théorique, seule l'expérience peut trancher. Or l'examen de listes d'espèces susceptibles de donner entre elles des hybrides viables adultes (ainsi, chez les Vertébrés : SUCHETET, 1897 ; MONTALENTI, 1938 ; MERTENS, 1950, 1956, 1964, 1968, 1972 ; HUBBS, 1955 ; MOORE, 1955 ; GRAY, 1958, 1972 ; BLAIR, 1972 b) montre que les hybridations réussies permettent en réalité de définir des groupes relativement restreints, fermés sur eux-mêmes et séparés d'autres groupes semblables par des discontinuités, et non pas de longues chaînes ouvertes. En faisant appel à ce critère, il apparaît donc que les genres constituent des communautés fermées, des unités naturelles, au même titre que les espèces quoique de manière différente.

QUELQUES ARGUMENTS PRATIQUES EN FAVEUR DE L'EMPLOI DE CE CRITÈRE

L'emploi du critère d'hybridabilité pour réunir des espèces dans un même genre présente un grand intérêt, à la fois théorique et pratique.

Nous avons développé longuement déjà les aspects théoriques de cette question. Quelques arguments purement pratiques en faveur de l'emploi de ce critère doivent également être mentionnés.

(1) Les genres reconnus selon ce critère seront vraisemblablement un peu plus grands en moyenne qu'ils ne le sont actuellement, c'est-à-dire qu'ils

Source : MNHN, Paris

incluront un nombre moyen d'espèces plus élevé. Dans bien des groupes, où le nombre excessif de genres a déjà été souligné par maints auteurs (p. ex. MAYR, 1943 ; ROSEN & BAILEY, 1953 ; CROWSON, 1970), un tel changement serait fort bienvenu.

(2) Bien que ce critère ait déjà été évoqué par certains auteurs et même employé dans quelques cas, aucune tentative d'emploi systématique de celui-ci pour redéfinir les genres au sein d'un groupe donné n'a pour l'instant été effectuée, à l'exception de celle de VAN GELDER (1977, 1978) chez les Mammifères. Comme nous l'avons vu, les modifications qu'une telle opération apporterait seraient d'une ampleur très variable d'un groupe à l'autre, par exemple fort limitées chez les Amphibiens et fort importantes chez les Oiseaux, ce qui n'est certainement pas propre, malgré les arguments favorables à cette démarche que nous avons présentés ci-dessus, à inciter les spécialistes de groupes comme les Oiseaux à être enthousiasmés par une telle proposition ! Il faut toutefois insister sur le fait que le bouleversement systématique aurait lieu *une fois pour toutes* et que, une fois celui-ci effectué, la nomenclature générique du groupe serait *très fortement stabilisée*. Ce critère d'hybridabilité, s'il est employé convenablement, en évitant les quelques écueils que nous avons signalés, est un critère "définitif", sur lequel il n'y aura plus jamais lieu, par la suite, de revenir : deux espèces susceptibles de donner des hybrides adultes viables resteront dans le même genre, indépendamment des autres arguments concernant leur morphologie, leur biologie, etc. Dans bien des cas, pour tous les groupes dont le statut générique est actuellement discuté et entre lesquels existent des hybrides viables adultes, cette stabilisation sera la bienvenue : il cessera de se produire des va-et-vient nomenclaturaux entre plusieurs noms de genre pour une espèce donnée. Malgré un bouleversement initial important dans certains groupes, l'emploi de ce critère aurait à long terme un effet profondément stabilisateur sur la classification et la nomenclature génériques en zoologie.

(3) Ce critère est d'emploi relativement aisé et "économique", puisque la découverte d'une seule paire hybridable peut entraîner la réunion de deux genres même si ceux-ci comportent un nombre bien plus élevé d'espèces.

(4) Enfin, alors que dans certains groupes l'emploi de ce critère est difficile pour des raisons matérielles, dans d'autres il est plus aisé que de longues analyses morphologiques, moléculaires, écologiques, etc. Dans certains groupes où les études de ces derniers types avancent lentement, l'emploi de ce critère devrait contribuer à une stabilisation rapide de la nomenclature générique, toute en autorisant bien entendu par ailleurs la poursuite de travaux plus approfondis sur les autres aspects.

LES CRITÈRES DU GENRE

Comme l'a souligné CROWSON (1970 : 48-49), les spécialistes d'un groupe particulier, qui le connaissent bien et en apprécient toutes les nuances, tendent souvent à le privilégier et à le subdiviser au maximum, à y reconnaître de nombreux sous-groupes hiérarchisés, et souvent ensuite à élever le rang de ceux-ci (par rapport aux groupes voisins moins travaillés). Il importe de toujours tenter de replacer "son" groupe dans le contexte général, pour permettre le plus possible à la classification de jouer son rôle d'information universelle. Les principes et critères discutés ci-dessus pourront peut-être rendre quelques services à cet égard.

Nous avons insisté tout particulièrement sur le critère de l'hybridabilité, parce qu'il est nouveau et que son application serait suivie de sensibles modifications dans la classification actuelle de nombreux groupes. Toutefois, il est bien évident que ce critère ne peut et ne doit pas être utilisé seul pour reconnaître les genres et construire les classifications. Il doit l'être dans le cadre du "concept synthétique" du genre tel que nous l'avons caractérisé plus haut, et en conjonction

Source : MNHN, Paris

avec les autres critères disponibles dans ce cadre. Plusieurs de ceux-ci ont d'ailleurs été employés depuis longtemps par divers systématiciens.

Comme nous l'avons montré ailleurs (DUBOIS, 1977 b), il existe une certaine hiérarchie parmi les critères permettant de décider si deux ensembles de populations constituent ou non deux espèces distinctes, certains critères étant plus importants, plus décisifs que d'autres :

> " La notion d'espèce (*pool* génique protégé) est une notion synthétique et dans ce domaine bien souvent l'emploi d'un critère unique ne permet pas d'aboutir à des conclusions certaines. La considération conjointe de plusieurs des caractères évoqués ci-dessus permet cependant, dans bien des cas, de lever les difficultés. Il importe surtout de pouvoir disposer de données sur plusieurs caractères *indépendants*, et de juger ensuite s'ils mènent à des conclusions similaires. Dans la pratique c'est cette utilisation conjointe de plusieurs caractères indépendants qui permet, bien souvent, de trancher. Il est ainsi généralement inutile, d'un point de vue pratique, de disposer de données sur un nombre élevé de caractères. Les combinaisons de caractères utilisées sont très diverses et il est inutile d'en donner ici des exemples. Il existe toutefois une certaine hiérarchie parmi les critères, qu'on peut très brièvement résumer comme suit.
>
> Le critère de l'incompatibilité génétique (démontrée, ou déduite de considérations autres, par exemple caryologiques) est indéniablement le plus sûr critère de l'existence de deux espèces (mises à part les réserves faites plus haut à ce sujet). Dans les cas de compatibilité génétique, il faudra en premier lieu étudier les relations spatio-temporelles entre les formes, et établir si elles sont sym-, para- ou allopatriques (ou -chroniques). En sympatrie, tous les critères permettant de déceler une discontinuité nette entre deux groupes pourront être utilisés pour indiquer que deux *pools* géniques séparés existent bien ; il sera précieux dans ce cas d'utiliser des critères indépendants (morphologie des adultes et des larves, chants, biochimie, écologie, etc.). En parapatrie, l'étude de la répartition fine des différentes formes, de l'hybridation et de l'introgression dans les zones de contact prennent une importance particulière. En allopatrie, de nouveau l'examen conjoint des caractères divers et indépendants sera très utile. Plus le nombre de caractères indépendants pour lesquels une divergence entre les deux stocks aura été mise en évidence sera élevé, plus il sera clair que la divergence génétique entre eux est élevée et donc que le processus de différenciation ou de spéciation est bien avancé. Il reste que dans de nombreux cas il sera impossible de trancher : seule une expérimentation sur le terrain, remettant en contact des populations séparées par des obstacles naturels et ayant divergé, permettrait de savoir comment celles-ci se comporteraient alors, et donc de décider s'il s'agit de sous-espèces ou d'espèces. Aucun travail de laboratoire ne permettra de répondre avec certitude à ce type de questions, et de telles expériences sont difficiles à réaliser avec les Anoures, qui sont un peu trop gros pour tenir dans des démomètres ! Les expériences réalisées dans ce sens par TWITTY (1961, 1964, 1966) sur des Urodèles du genre *Taricha* sont à notre connaissance les seules de ce type qui aient été effectuées chez les Amphibiens. " (DUBOIS, 1977 b : 234).

De la même manière, l'adoption de la conception du genre préconisée ici implique la reconnaissance d'une hiérarchie dans l'emploi des critères présentés ci-dessus.

Tout d'abord, le fait que deux espèces A et B soient susceptibles de produire des hybrides adultes viables constitue une preuve absolue et définitive que ces deux espèces présentent des caractéristiques génétiques fonctionnelles très voisines et doivent donc être réunies dans un même genre (critère non arbitraire pour l'*inclusion*). Étant donnée la complexité du génome des Eucaryotes, on peut sans hésitation exclure comme tout à fait impossible qu'une telle similitude génétique puisse être acquise par convergence entre espèces de deux groupes phylogénétiquement distincts, et ce critère de l'hybridabilité peut donc être considéré aussi comme un critère d'homophylétisme. Mais pour satisfaire entièrement à ce critère, il faut que l'ancêtre commun le

Source : MNHN, Paris

plus récent des espèces A et B appartienne au même genre qu'elles, ce qui amène à réunir dans ce genre toutes les espèces qui, par les autres critères (homophylétisme, ressemblance morphologique et écologique, etc.) étaient auparavant classées dans le même genre que A et dans le même genre que B.

En l'absence de réussite de l'hybridation, ce critère ne pouvant être employé de manière négative il sera alors utile de comparer l'holomorphe des espèces étudiées, pour établir s'il existe au sein du groupe considéré une ou plusieurs discontinuités. La présence de telles discontinuités holomorphologiques nettes, quelle que soit par ailleurs leur " taille ", pourvu qu'elles correspondent à des caractères à déterminisme génétique supposé complexe et irréversible au sens strict, constitue un bon argument pour considérer qu'il existe plusieurs genres (critère non arbitraire pour l'*exclusion*). Les groupes qui subsistent alors doivent enfin faire l'objet d'une analyse cladistique. Si celle-ci met en évidence des phénomènes de parallélisme ou de convergence, les groupes polyphylétiques existants doivent être à leur tour démantelés (critère non arbitraire pour l'*exclusion*), pour ne plus laisser subsister que des groupes homophylétiques (holophylétiques ou paraphylétiques).

Les critères de ressemblance morphologique et écologique et d'homophylétisme ne doivent toujours être employés qu'avec prudence pour l'*inclusion*, car de réelles différences morphologiques ou écologiques, tout comme de réelles convergences, peuvent toujours échapper à l'analyse quand les informations disponibles sont insuffisantes (voir par exemple, chez les Amphibiens : MAXSON & WILSON, 1974 ; MAXSON, 1977 ; FOUQUETTE & DELAHOUSSAYE, 1977). Les critères d'inclusion, à l'exception de celui de l'hybridabilité, sont moins fiables en général que les critères d'exclusion et c'est ici que prend toute son importance l'expérience qu'un systématicien a du groupe qu'il étudie.

Définis par cet ensemble de critères, les genres peuvent être de " tailles " très variables, les uns étant monotypiques tandis que d'autres comportent de très nombreuses espèces. Dans ces conditions, il est fort utile de reconnaître des sous-unités taxinomiques au sein du genre. Nous examinerons celles-ci plus en détail dans le dernier chapitre du présent travail, mais disons-en quelques mots dès maintenant.

La reconnaissance de sous-unités taxinomiques au sein du genre repose principalement sur le type de divergences qui existent entre les différents ensembles naturels que l'analyse phénétique permet de mettre en évidence. Lorsque ces ensembles manifestent entre eux des différences écologiques sensibles, sans être pour autant séparés par des discontinuités, il sera indiqué de leur attribuer le statut de sous-genres, tandis que les ensembles ne présentant pas entre eux de différenciation écologique marquée seront considérés comme des groupes d'espèces (et éventuellement, plus finement, comme des complexes d'espèces, des synkleptons, des superspecies ou des ultraspecies). La catégorie du sous-genre peut aussi être employée dans certains cas pour conserver au moins provisoirement d'anciens noms de genres très connus lorsque les anciens genres ont dû être regroupés pour satisfaire aux critères discutés ci-dessus.

CONCLUSION

Dans son intéressant travail sur le cladisme, DUPUIS (1979 : 52) écrivait :

> " De toute évidence, en effet, la contestation actuelle de tant d'idées classiques en biologie ne se réduit pas à une simple affaire d'opinion et n'aurait jamais pu être le fait des *seuls taxinomistes*, hennigiens ou autres. Elle résulte, avant tout, des progrès contemporains considérables de la biologie expérimentale, de la paléogéographie, de la paléontologie. Par là même, je suis persuadé que l'éclairage convaincant en taxinomie phylogénétique sera reçu de nouveaux *faits expérimentaux*. Parler d'expérimentation

Source : MNHN, Paris

au sujet de la phylogénie pouvait naguère passer pour une gageure. Aujourd'hui, l'immunotaxinomie, l'enzymotaxinomie, l'hybridation moléculaire, les relations gènes-structures, les régulations ontogénétiques et l'amplification épigénétique sont devenues accessibles à l'expérience (c'est à peu près l' ' experimental systematics ' de CROWSON, 1970 : 296). Des données plus nombreuses en ces domaines modifieront encore nos vues de l'évolution. Il suffit d'attendre les constructions taxinomiques qu'elles imposeront. "

Bien que cet auteur ne fasse pas mention de l'hybridation interspécifique parmi les méthodes modernes et intéressantes, le critère d'hybridabilité que nous préconisons pour reconnaître les genres est typiquement un critère de cette "systématique expérimentale " qui appartient selon CROWSON (1970 : 292) au " futur de la systématique ". Bien entendu l'application de critères de ce type ne pourra se faire sans modifier sensiblement les classifications existantes. Espérons que malgré cette difficulté le nouveau critère sera pris en considération par les taxinomistes, et que ne s'appliquera pas à son endroit la prédiction pessimiste de SIBLEY & AHLQUIST (1982 : 14) :

" it may take a generation or two of systematists to win acceptance. "

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

RÉVOLUTION GÉNÉTIQUE ET GÉNIATION : LE GENRE, UNITÉ ÉVOLUTIVE

PHYLOGÉNIE ET ONTOGÉNIE

La biologie n'est pas actuellement une science unifiée. Elle est traversée par le divorce fondamental entre ce que JACOB (1970 : 14-15) appelle l'attitude " intégriste ou évolutionniste " et l'attitude " tomiste ou réductionniste ", qui joue un rôle considérable non seulement dans l'histoire récente de la biologie, mais encore dans celle de la société moderne (voir par exemple COMMONER, 1969, notamment chapitre III). Dans la réalité contemporaine, la deuxième attitude est dominante, et la biologie souffre d'une extrême division en " disciplines ", souvent coupées complétement ou presque les unes des autres, qui utilisent des concepts différents et dont les " spécialistes " ne peuvent que très difficilement mettre en commun leurs expériences, leurs connaissances et leurs problématiques. Bien entendu, cette différenciation en un certain nombre de disciplines était historiquement indispensable pour permettre à la " science de la vie " de s'épanouir : il fallait préciser les concepts, affiner les méthodes d'étude et d'appréhension de la réalité biologique à ses divers niveaux d'intégration (molécule, cellule, tissu, organe, individu, population, peuplement, écosystème). Mais, pour bon nombre de " spécialistes ", ces " disciplines ", créées de façon artificielle de manière á faciliter (ou même, tout simplement, á rendre possible) l'étude de phénomènes extrêmement complexes, ont fini par devenir des " sciences " en elles-mêmes. Rien n'est plus dangereux que cette attitude pour l'avenir de la biologie. Heureusement, une réaction salutaire contre celle-ci se développe actuellement, et certains biologistes tentent de rétablir une vision globale, synthétique de la biologie, tenant compte de tous les acquis particuliers dus á chacune de ces disciplines : des ouvrages comme *The Growth of Biological Thought* de MAYR (1982 a) ou le *Traité du Vivant* de RUFFIÉ (1982) témoignent de la réalité de ce mouvement. De telles tentatives de synthèse, même si elles sont par nécessité encore incomplétes et imparfaites, ne peuvent s'effectuer que dans le cadre d'une vision évolutionniste des faits biologiques, et ce n'est que dans une telle perspective que pourra éventuellement être rétablie dans l'avenir l'unité de la biologie.

Bien que l'on parle depuis longtemps déjá de la " théorie synthétique de l'évolution ", la science de l'évolution elle-même est longtemps restée une discipline coupée de certaines autres disciplines de la biologie, et la synthése n'est pas encore compléte. Il existe encore actuellement un fossé important entre l'approche de l'étude de l'évolution par le biais de la génétique des populations et l'étude des phénoménes macro-évolutifs qui fait notamment appel aux notions récentes sur les génes de régulation ; ce fossé est bien illustré par exemple par l'absence compléte de liaison entre les deux parties du livre *Évolution* paru il y a une dizaine d'années chez Hermann (PETIT, 1976 ; ZUCKERKANDL, 1976 b ; voir DUBOIS, 1982 b ; 372-373). La synthése dans ce domaine ne fait que commencer, avec des travaux comme *Ontogeny and Phylogeny* de GOULD (1977), *Macroevolution* de STANLEY (1979) ou *Embryos, Genes, and Evolution* de RAFF & KAUFMAN (1983). Ces derniers auteurs présentent un inté-

Source : MNHN, Paris

ressant historique qui permet de comprendre comment s'est effectué, au début du vingtième siècle, le divorce entre la génétique et l'embryologie. Les deux disciplines commencent maintenant á se réconcilier, notamment autour du concept de régulation génétique et développementale, ouvrant la voie á un nouveau champ de recherche, la génétique du développement : celui-ci présente un intérêt extrême pour tous les biologistes et particulièrement pour ceux qui cherchent á comprendre les modalités de l'évolution. STANLEY (1979) pour sa part présente un bref historique du divorce qui a longtemps séparé la paléontologie de l'étude des mécanismes de l'évolution. Il est intéressant de constater que dans les deux cas, un rôle important a été joué par l'effet " repoussoir " des théories de GOLDSCHMIDT (1940) sur le rôle des " monstres prometteurs " (" hopeful monsters ") dans l'évolution : en raison de la nature manifestement erronée du modéle génétique proposé par cet auteur, la " synthése moderne " de la théorie de l'évolution a rejeté non seulement ce modèle, mais encore la réalité évolutive indéniable qui l'avait inspiré, á savoir le fait que l'évolution procéde au moins en partie par phénomènes brusques, ce que SIMPSON (1944, 1953) a appelé évolution *quantique* ; malgré quelques articles " prophétiques " (dont notamment celui de 1954 de MAYR), ce n'est que récemment que l'importance de ce type d'évolution, et surtout le fait qu'il est étroitement lié aux phénomènes de spéciation, a été vraiment perçu.

Il est étonnant que, à l'exception de quelques chercheurs isolés, tant de zoologistes se soient intéressés à la morphologie et á l'évolution de celle-ci au sein de groupes d'animaux sans se pencher d'aucune manière sur les processus de la morphogenése. Or les formes adultes des êtres vivants que les systématiciens comparent entre elles sont certes les produits de processus d'évolution (phylogenése), mais ce sont également les résultats de processus de développement (ontogenèse). Elles ne peuvent donc être uniquement comparées entre elles comme on compare des objets, des " produits finis ", sans tenir compte de leur croissance.

Il est maintenant clair que l'évolution de la morphologie des adultes ne peut être comprise qu'à travers l'évolution des processus de morphogenèse. Les travaux récents sur la biologie du développement (voir p. ex. RAFF & KAUFMAN, 1983) ont mis en évidence un certain nombre de phénoménes fondamentaux, qui font appel pour leur compréhension aux notions, parfois anciennes mais qui commencent seulement à être appréhendées de manière vraiment claire, de régulation génétique, de canalisation, d'induction, d'interactions moléculaires et cellulaires, de pléïotropie, d'épistasie, etc. L'ontogenése d'un individu apparaît maintenant comme une suite de processus interdépendants, s'influençant les uns les autres, se suivant en cascade, etc. Toute perturbation de l'un de ces processus (par exemple tout changement de taux de croissance) pourra avoir, dans la mesure oú elle reste compatible avec la vie de l'animal, des conséquences importantes quant á la morphologie de l'adulte. Les modifications de celle-ci seront d'autant plus importantes que l'action perturbatrice aura eu lieu á un stade plus précoce dans le développement, car ce sera toute la chaîne des interactions, inductions, etc., postérieure à ce stade, qui sera modifiée par contrecoup. Il est alors compréhensible qu'il suffise de modifications génétiques simples, portant sur très peu de gènes ou éventuellement sur un seul gène de régulation, pour donner naissance à une nouvelle morphologie adulte ;

" Macroevolutionary changes in development need not be extreme. We propose that in fact the initial steps for rapid, and ultimately, large evolutionary transitions require only that key regulatory genes be few in number and accessible to nonlethal genetic alterations in their functions. Initial, ' easy ' genetic changes, which may have significant effects on the organism and become established in a small population, are of necessity viable, and present open avenues for selection of successive genetic changes. Profound change may be rapid in this way without recourse to any instantaneous hopeful monsters. " (RAFF & KAUFMAN, 1983: 163).

Source : MNHN, Paris

Parmi les mécanismes évolutifs qui commencent á être bien connus et qui permettent de telles modifications spectaculaires á peu de frais (en termes de mutation), citons les génes á effets pléïotropiques, les mutations ayant des conséquences quant au taux de développement ou á la maturation sexuelle (aneuchronie ; voir DUBOIS, 1987 a), ou encore les mutations homéotiques (voir p. ex. : OUWENEEL, 1976 ; GOULD, 1977 ; DUBOIS, 1979 b ; RAFF & KAUFMAN, 1983). L'existence de génes à effets pléïotropiques, par exemple, est connue depuis longtemps, mais n'a pas empêché de nombreux théoriciens de l'évolution d'adopter le postulat " un gène, un caractére ". De nos jours, on reconnaît deux types d'effets pléïotropiques, la pléïotropie directe (" direct pleiotropy ") et indirecte (" relational pleiotropy "), dont l'étude est riche en enseignements (voir p. ex. RAFF & KAUFMAN, 1983).

Une autre idée relativement récente, du moins pour les évolutionnistes néo-darwiniens, qui était déjá formulée, sous la forme qu'elle pouvait prendre á l'époque, par des auteurs comme GOLDSCHMIDT (1940), est l'idée fort simple que l'ontogenése d'un individu, étant un processus complexe, intégré, comportant de nombreuses interactions, obéit á un certain nombre de contraintes et que toutes les modifications ne sont pas possibles, le développement étant en grande partie " canalisé" (voir p. ex. : ALBERCH, 1980, 1982 ; WAKE, 1982 a, 1982 b ; WAKE, ROTH & WAKE, 1983). Des idées voisines étaient certes évoquées en passant par les plus " synthétiques " des théoriciens de l'évolution, mais sans qu'une vraie discussion leur soit consacrée, comme le montre par exemple cette citation :

> " The students of development have various terms for these regulatory powers, such as *buffering, canalization,* and *developmental homeostasis*. These terms apply to models that help us to visualize the action of genes in the developmental process, but they should not blind us to our basic ignorance of the exact mechanisms by which the universally observed regulation during development is achieved. (For further details on the physiology of differentiation of tissues and organs in relation to gene action, refer to books on epigenetics.) " (MAYR, 1970: 168).

Récemment, MAYR (1975, 1982 b) a insisté sur l'importance de ces notions, et de concepts comme l' " unité " ou la " cohésion " du génotype. Celles-ci jettent un éclairage nouveau sur les phénoménes de macroévolution, qui restaient jusqu'à présent largement imperméables á l'interprétation scientifique et avaient donné lieu á de nombreuses spéculations.

À la lumière des travaux récents sur la biologie du développement, RAFF & KAUFMAN (1983) montrent comment l'évolution biologique n'est possible que dans certaines directions, en raison des contraintes imposées par les mécanismes de l'ontogenése :

> " If the notion of developmental constraints limiting evolutionary directions has any meaning, it is in the sense that modifications of already existing developmental processes provide the most readily available route for evolutionary change. Once a modification becomes established, it in turn makes acceptance of changes in certain directions more feasible than others. But if existing developmental patterns constrain, they also provide opportunities for rapid evolutionary departures when selection pressures on morphology change because of their dissociability and apparently simple genetic controls. " (RAFF & KAUFMAN, 1983: 355).

Par ailleurs RAFF & KAUFMAN (1983) insistent sur le fait que les génes de régulation qui jouent un rôle important dans le contrôle de la morphogenése sont sans doute peu nombreux, par rapport aux génes de structure qui interviennent lors de celle-ci :

> " In both the fly *Drosophila* and the sea urchin *Strongylocentrotus*, a relatively large proportion of the genes expressed at some time during the life cycle are expressed in a specific manner during ontogeny. The crucial

Source : MNHN, Paris

question of how many of these genes control morphogenesis is simply unanswerable at present. The overall proportion of genes concerned with morphogenesis may be great, but paradoxically the number of genes that actually regulate morphogenesis may not be. Many structural genes required for morphological ontogeny provide essential products without which particular morphological entities could not be assembled. Yet these genes provide little in the way of regulatory information: They are instead regulated in their action. Genes of this type should not be thought trivial, however, because the products of some of them, as for example, tubulins, actins, or cell surface proteins, provide the actual machinery for cell shape-change and cell movements directly underlying morphogenesis. Much of the control exerted by regulatory genes, those genetic gray eminences, must be devoted to orchestrating the expression of ontogeny-specific structural genes. If regulatory genes were very large in number, interactions between them would be so complex as to render viable evolutionary changes nearly impossible. " (RAFF & KAUFMAN, 1983: 299).

" Ontogeny involves the activity of many genes expressed in a whole set of very stable processes. In *Drosophila* about one-third of the total number of detectable genes are expressed in a developmentally specific manner, and are needed for successful completion of specific developmental stages. Nevertheless, the number of switches is small, and changes in switch functions may have correspondingly great effects in morphogenesis. It is important to note, however, that evolution is not a single-step affair. The chief significance of alterations in genes with regulatory functions may be to produce changes in ontogeny that provide the raw material for further changes in a new direction. Further change and consolidation of the novel direction occur through mutational events in genes modifying the principal regulatory gene. Canalization and integration can be retained in the midst of evolutionary transitions in morphogenesis. " (RAFF & KAUFMAN, 1983: 344).

L'ouvrage de RAFF & KAUFMAN (1983) est passionnant, et sera certainement fort utile à tous les biologistes désireux de s'informer sur l'état actuel de nos connaissances sur le déterminisme génétique de la morphogenèse, notamment dans le but de mieux comprendre les relations entre celle-ci et l'évolution. Toutefois, bien qu'il débute par une critique du cloisonnement de la biologie qui a longtemps séparé la génétique de l'embryologie, ce livre n'est pas encore la synthèse que l'on peut attendre, et que semble annoncer le titre de son dernier chapitre : " Regulatory hierarchies and evolution: a synthesis ". La raison en est simple : au même titre que GOLDSCHMIDT (1940), à qui ils dédient leur ouvrage, RAFF & KAUFMAN (1983) ne comprennent pas que l'évolution biologique n'est pas une évolution d'organisme à organisme, d'individu à individu, mais qu'il s'agit d'un processus qui met en jeu des *populations*. À cet égard, l'absence de toute référence aux travaux de MAYR dans leur bibliographie, comme l'absence de toute discussion des phénomènes fondamentaux de génétique des populations, de la révolution génétique, ou même de la spéciation en général, sont symptômatiques d'une lacune importante. Comme l'ont souligné par exemple MAYR (1942, 1963, 1970, 1974 a, 1982 b, 1982 c), RENSCH (1959) ou STANLEY (1979), aucune théorie de l'évolution ne peut éluder le problème central de la spéciation :

" (...) I feel that it is the very process of creating so many species which leads to evolutionary progress. Species, in the sense of evolution, are quite comparable to mutations. They also are a necessity for evolutionary progress, even though only one out of many mutations leads to a significant improvement of the genotype. Since each coadapted gene complex has different properties and since these properties are, so to speak, not predictable, it requires the creation of a large number of such gene complexes before one is achieved that will lead to real evolutionary advance. Seen in this light, it appears then that a prodigious multiplication of species is a prerequisite for evolutionary progress. (...)

The evolutionary significance of species is now quite clear. Although the evolutionist may speak of broad phenomena, such as trends, adaptations, specializations, and regressions, they are really not separable from the

Source : MNHN, Paris

progression of entities that display these trends, the species. The species are the real units of evolution, as the temporary incarnation of harmonious, well-integrated gene complexes. And speciation, the production of new gene complexes capable of ecological shifts, is the method by which evolution advances. Without speciation there would be no diversification of the organic world, no adaptive radiation, and very little evolutionary progress. The species, then, is the keystone of evolution. " (MAYR, 1963: 621).

La " synthèse " de RAFF & KAUFMAN (1983) reste donc fort incomplète. Ces auteurs nous montrent de manière convaincante que des changements considérables dans la morphologie peuvent être produits par quelques mutations seulement au niveau des gènes de régulation, mais ils ne s'intéressent nullement aux mécanismes qui peuvent être responsables de l'apparition et de la fixation de telles mutations dans les populations naturelles : c'est pourtant seulement quand de tels mécanismes seront connus que l'on pourra commencer à comprendre vraiment les phénomènes de spéciation et de macroévolution.

Ce n'est à notre avis que dans une synthèse des données modernes de la génétique du développement et de celles de l'étude de la spéciation (y compris, mais pas seulement, à l'aide de concepts et techniques de la génétique des populations), que l'on trouvera les moyens d'appréhender réellement les phénomènes évolutifs, comme l'a déjà souligné MAYR (1970, 1982 b) :

" Much that is now explained as ' epistatic interactions between different loci ' might well be due to the activities of regulatory genes. (...)
The day will come when much of population genetics will have to be rewritten in terms of the interaction between regulator and structural genes. This will be one more nail in the coffin of beanbag genetics. It will lead to a strong reinforcement of the concept that the genotype of the individual is a whole and that the genes of a gene pool form a unit. " (MAYR, 1970: 183).
" We now know that the genotype, even though all of it is composed of DNA, consists of highly heterogeneous classes of DNA, each of which is likely to have a somewhat or altogether different function. Those of us who for a long time have been on the road toward the explanation of speciation and evolution and who thought that we were nearing the goal now feel suddenly like the player in a parlor game who is told to go back to position zero. Indeed as far as our understanding of the genetics of speciation is concerned we are almost at position zero. " (MAYR, 1982 b: 1124).

Une autre tentative récente de synthèse est celle de STANLEY (1979). Contrairement à RAFF & KAUFMAN (1983), cet auteur accorde toute l'importance qu'elle mérite à l'étude de la spéciation, qu'il relie à la notion de régulation génétique, mais cette fois ce sont d'autres phénomènes évolutifs qui sont sous-estimés, notamment les phénomènes de sélection et d'adaptation à l'échelle des populations. Il est probable que STANLEY serait d'accord avec MAYR (1978 : 478), quand celui-ci remarque avec surprise

" how little population genetics has contributed to our understanding of speciation. "

Toutefois, quelle que soit son importance, la spéciation n'est pas *tout* dans l'évolution, et l'absence de toute considération des résultats de la génétique des populations dans le travail de STANLEY (1979) limite l'intérêt de ce livre à l'étude des phénomènes macroévolutifs (comme son titre l'indique).

La synthèse globale de nos connaissances sur l'ensemble des phénomènes évolutifs reste encore à écrire, et nous ne partageons pas à cet égard l'optimisme de STEBBINS & AYALA (1981), pour qui cette synthèse ne nécessitera qu'une modeste transformation de la " modern synthesis ", ou celui de MAYR (1982 b) pour lequel aucune transformation ne serait nécessaire — voir GOULD & LEWONTIN (1979), GOULD (1980), WAKE, ROTH & WAKE (1983), etc.

Les remarques qui précèdent vont nous permettre d'aborder le problème des modalités d'apparition des genres nouveaux dans l'évolution : il s'agit en effet typiquement d'un domaine où se rencontrent les divers types de phénomènes (au niveau du génotype et du développement ; au niveau des populations) évoqués ci-dessus.

Source : MNHN, Paris

Gradualisme phylétique et évolution quantique : les genres sont-ils discontinus ?

Au niveau du genre, première des catégories supérieures, on peut se poser de manière simple et quasi testable la question fondamentale de l'étude de la macroévolution : les innovations évolutives, les nouveaux types de morphologies, apparaissent-ils de manière purement *graduelle*, sans rupture, sans discontinuité, comme le prétendent certains (mais pas tous) des tenants de la théorie synthétique de l'évolution (p. ex. : Thaler, 1982 ; Charlesworth, Lande & Slatkin, 1982 ; Barton & Charlesworth, 1984), ou bien leur apparition exige-t-elle une certaine rupture, une évolution brusque, de type *quantique* au sens de Simpson (1944, 1953) ou de Stanley (1979) ? Dans la deuxième hypothèse, deux possibilités subsistent encore : soit cette évolution quantique exige le passage par un " monstre prometteur " au sens de Goldschmidt (1940), comme semblent le penser les auteurs de la théorie des *équilibres ponctués* (Eldredge & Gould, 1972 ; Gould & Eldredge, 1977) ; soit cette évolution se produit à l'occasion d'une *révolution génétique*, au sens de Mayr (1954), ou d'autres mécanismes comparables.

Dans un travail fort intéressant, Lemen & Freeman (1984) ont récemment abordé ce problème de manière originale, en étudiant, pour trois familles de microchiroptères, la manière dont les espèces sont réparties dans un hyperespace défini par une analyse multivariable de leur morphologie, dans laquelle les composantes " taille " et " forme " de cette dernière étaient dissociées en faisant usage de courbes de croissance allométrique (les morphologies successives le long d'une même courbe étant interprétées comme étant la même " forme biologique ", mais différant entre elles seulement par un facteur " taille ", alors que les changements perpendiculaires á la courbe correspondent á un changement de " forme "). Ils ont comparé ces données recueillies sur trois groupes réels d'animaux avec les données obtenues par simulation à partir de trois modèles évolutifs reposant sur des postulats différents : (1) un modèle " uni-modal ", compatible avec une évolution graduelle, dans lequel les changements morphologiques d'un caractére au cours du temps ont une distribution normale ; (2) un modéle " dissocié " (" decoupled model "), dans lequel il existe deux types d'événements évolutifs produisant le changement morphologique, les uns liés à la taille et les autres non corrélés avec celle-cí (dissociés) ; (3) enfin un modéle " saltationnel ", dans lequel il existe également deux types d'événements évolutifs, les uns liés á la taille et les autres de type saltationnel (changements de grande amplitude, mais dans lesquels taille et forme restent corrélés).

Pour les trois familles de Chauves-Souris étudiées, Lemen & Freeman (1984) ont montré que les genres tels que les reconnaissent actuellement les systématiciens correspondent à des groupes d'espèces de " formes " similaires mais de " tailles " variables ; en revanche, d'un genre á l'autre on observe une modification significative de la " forme ". Comparant ces résultats avec ceux obtenus au moyen des trois modéles décrits ci-dessus, Lemen & Freeman (1984) ont constaté qu'un seul de ces modéles, le modéle " dissocié ", donnait des résultats similaires, tandis que les deux autres modéles ne produisaient pas de tels groupes d'espéces " variables en taille et homogénes en forme ". Lemen & Freeman (1984) concluent que ces résultats sont en accord avec l'hypothése selon laquelle l'évolution procéderait en deux temps : tout d'abord, diversification en " taille " á l'intérieur d'un groupe d'espéces de " formes " similaires ; ensuite, dissociation de caractères initialement corrélés et apparition d'un nouveau groupe d'espéces, ayant une " forme " différente. Ces auteurs en déduisent que la taille et la forme ne se diversifient pas de la même manière, et que ces deux processus doivent être considérés comme des évènements évolutifs différents : l'interaction de ces deux

Source : MNHN, Paris

types d'évolution produirait les groupes d'espèces homogènes pour la " forme " et fortement hétérogènes pour la " taille " qui sont observés ; ce sont de tels groupes qui sont en général reconnus par les systématiciens comme des genres. De tels groupes peuvent être holophylétiques ou paraphylétiques, mais il est hautement improbable qu'ils soient polyphylétiques (c'est-à-dire que les groupes ainsi définis ne peuvent que rarement être formés par convergence entre plusieurs lignées indépendantes). L'importance de la " distance " qui sépare de tels groupes est variable, et dépend de celle des " sauts dissociés " (" decoupled jumps ") qui permettent le passage d'un " groupe de forme " à un autre, ou de la nature des zones adaptatives : il n'existe donc pas toujours de *fossé* entre ces groupes, mais il existe toujours une *discontinuité*. Enfin les taux respectifs d'événements " corrélés " et "dissociés " dans l'évolution d'un groupe détermineront le nombre d'espèces dans chaque genre et la diversité en formes de ce groupe.

Pour conclure leur travail, LEMEN & FREEMAN (1984 : 1236-1237) écrivent :

> " We can speculate that the evolutionary mechanism that makes shape-conservative genera may work at higher taxonomic levels as well. This idea leaves us to wonder to what extent the typological concept of discrete hierarchical categories in systematics might have originally hinged on the shape groups produced by the interaction of two different processes, the evolution of size and the evolution of shape. "

L'article de LEMEN & FREEMAN (1984) ne répond pas à certaines questions que l'on peut se poser à sa lecture (DUBOIS, 1988) :

(1) Quelle définition du genre ces auteurs utilisent-ils, ou préconisent-ils ? Ils ne prennent pas parti entre les différentes théories actuelles de la classification zoologique :

> " We take no stand on how genera are actually formed, or on how genera should be formed " (LEMEN & FREEMAN, 1984: 1220).

En réalité, ils semblent adopter une conception empiriste de la classification, puisqu'ils considérent

> " the actual formation of genera difficult and perhaps a matter of art in science " (LEMEN & FREEMAN, 1984: 1236).

(2) Qu'entendent-ils par des expressions comme " real genera " ou " the real world ", qui apparaissent régulièrement dans leur texte ? S'agit-il des genres " réels " dans la pratique taxinomique (par opposition à une définition ou conception " idéale " du genre, ou aux groupes artificiels que peuvent produire des simulations sur ordinateur comme celles qu'ils emploient dans leur travail), ou bien des genres " réels " dans la nature, existant indépendamment de l'idée que les systématiciens peuvent en avoir ? Une lecture attentive de leur article permet de constater que l'expression " real genera " prend alternativement ces deux sens dans diverses parties du texte. Il est vrai que les deux sens ne sont pas nécessairement exclusifs l'un de l'autre : il est en effet parfaitement possible de soutenir, et c'est précisément ce que nous faisons dans le présent mémoire, qu'il existe dans la nature, comme conséquence de l'évolution biologique, de " réelles entités ", de réels groupes d'espèces auxquels la catégorie du genre peut être appliquée ; la tâche des systématiciens serait alors de reconnaître ou identifier de telles entités dans la nature, plutôt que de " construire " des groupes artificiels. Il semble bien qu'une telle idée soit sous-jacente à la pensée de LEMEN & FREEMAN (1984) quand ils écrivent par exemple :

> " It is the interaction of the evolution of size and shape that produces the shape-conservative groups that can vary greatly in size. " (LEMEN & FREEMAN, 1984: 1236).

Source : MNHN, Paris

Toutefois, si une telle hypothèse est faite, elle devrait être clairement explicitée, et, de plus, elle a d'autres conséquences : par exemple, si les genres existent dans la nature et doivent y être reconnus, ce ne peut être une simple question d' " art ", mais des règles *scientifiques* doivent être proposées pour atteindre ce but, contrairement à ce qu'en pensent LEMEN & FREEMAN (1984).

(3) LEMEN & FREEMAN (1984) ne discutent pas la nature des phénomènes génétiques susceptibles d'être responsables des deux processus évolutifs fondamentalement différents qui expliquent selon eux l'émergence de ces groupes homogènes en " forme " et variables en " taille " qu'ils ont découverts. Quels peuvent être ces mécanismes ? C'est á cette question que nous allons nous attacher maintenant.

Notons toutefois auparavant que la discontinuité entre genres, mise en évidence dans le travail de LEMEN & FREEMAN (1984), est connue depuis longtemps des systématiciens. Elle peut être démontrée par diverses méthodes d'étude de la morphologie, mais également, de manière fort différente, par l'étude de l'hybridation : comme nous l'avons vu plus haut, l'examen des listes d'espèces susceptibles de donner entre elles des hybrides viables permet de reconnaître l'existence de groupes fermés, de tailles variables, et non pas d'un continuum d'espèces hybridables de proche en proche. Il se trouve de plus que ces groupes d'espèces potentiellement hybridables sont généralement reconnus depuis longtemps comme des unités systématiques, bien que le rang attribué à ces taxons soit variable d'un groupe á l'autre (genre, famille, etc.) : notre proposition d'utiliser le critère d'hybridabilité pour définir les genres revient à choisir un niveau de standardisation et á faire coïncider entre eux les deux types de discontinuités (selon la morphologie et selon l'hybridabilité). Le fait que les deux critéres puissent coïncider assez facilement indique que les discontinuités entre genres sont principalement dues aux conditions particulières dans lesquelles les genres apparaissent bien plus qu'aux extinctions d'espèces soi-disant intermédiaires auxquelles certains auteurs ont fait appel, peut-être par crainte de devoir, sinon, croire aux " monstres prometteurs " pour pouvoir rendre compte des phénomènes de " saltation " dans l'évolution. Il est donc intéressant de se pencher maintenant sur les processus à l'œuvre dans la naissance des genres.

TRANSILIENCE, RÉVOLUTION GÉNÉTIQUE ET GÉNIATION

LA GÉNIATION

En 1981, nous avons proposé le nouveau terme de *géniation* (du latin *genus*, genre) pour désigner la " formation ou naissance d'un nouveau genre " (DUBOIS, 1981 c : 508). L'emploi d'un tel terme implique d'admettre qu'il existe bel et bien dans la nature des entités que l'on peut désigner du nom de genre, et que ces entités ne sont donc pas seulement des créations de l'esprit humain. Si l'on admet que ces entités existent, il est légitime de se pencher sur les mécanismes responsables de leur naissance, de leur apparition. Toutefois le terme de géniation, en soi, n'implique aucun mécanisme a priori : on peut envisager une *géniation graduelle*, progressive, et une *géniation quantique*, rapide, brusque.

Si nous en croyons LEMEN & FREEMAN (1984), les genres apparaissent dans la nature á la suite d' " évènements dissociés ", á l'occasion desquels les facteurs " taille " et " forme " de la morphologie des organismes se trouvent séparés pour un temps. Il s'agit donc, comme nous l'avons vu, d'événements discontinus, de type quantique et non pas graduel.

LEMEN & FREEMAN (1984 : 1221) désignent le modéle qui rend compte de tels évènements du nom de " decoupled/adaptive zone model ". Ils font ainsi référence au concept de *zone adaptative*, tel qu'il a été élaboré par SIMPSON (1944,

Source : MNHN, Paris

1953). Chaque genre peut être considéré comme un ensemble d'espèces occupant une zone adaptative donnée. L'idée de base sur laquelle s'appuie cette conception est la suivante : les zones adaptatives sont *discontinues*, et le passage de l'une à l'autre exige des changements génétiques importants, *irréversibles à peu de frais* (DUBOIS, 1975, 1976, 1981 c, 1982 a). Le passage dans une nouvelle zone adaptative exige le franchissement d'un *fossé de déséquilibre adaptatif* séparant celle-ci de la précédente (SIMPSON, 1944, 1953). La question est de savoir comment ce fossé peut être franchi.

À ce sujet, les hypothèses de SIMPSON sont vagues et fort discutables : il a proposé la formule de *quantum évolution* (" évolution quantique ") pour désigner ce type d'évènements, mais le mécanisme proposé (fragmentation d'une grande population en populations petites et isolées, puis passage de ces dernières par une phase " inadaptée ", avant d' " accoster " dans une zone adaptative nouvelle) n'est guère vraisemblable (PASTEUR, 1982 : 512). De plus, SIMPSON n'a proposé aucun modèle génétique pour rendre compte de cette " évolution quantique " (DUBOIS, 1982 b : 398).

LA RÉVOLUTION GÉNÉTIQUE SELON MAYR

Le premier modèle génétique cohérent proposé à cet égard est celui de la *révolution génétique* de MAYR (1954, 1963, 1970, 1974 a, 1975). Il s'agit d'un modèle particulier de spéciation, récemment rebaptisé " spéciation péripatrique " par MAYR (1982 b : 1122, 1982 c : 3-4) lui-même, dans lequel l'accent est mis sur : (1) l'isolement, dans des conditions de milieu hostiles, d'un ou quelques individus fondateur(s), à l'égard de la population initiale (large, panmictique et comportant un polymorphisme génétique important) ; (2) la réorganisation du génotype sur des bases nouvelles ; (3) le passage dans une zone adaptative nouvelle. Ce modèle vient compléter celui de l'évolution quantique de SIMPSON (1944, 1953), avec lequel il est parfaitement compatible (DUBOIS, 1982 b), et PASTEUR (1982 : 512) a proposé de combiner les deux théories sous le nom général de " SIMPSON-MAYR model of transspecific evolution ". Le concept de révolution génétique permettrait ainsi de rendre compte des cas d'apparition " soudaine " de types d'organisation tout à fait nouveaux au sein de groupes homogènes, qui ont depuis longtemps attiré l'attention des évolutionnistes.

La révolution génétique ne consisterait pas tant en l'apparition de mutations nouvelles qu'en une réorganisation selon un nouveau mode des gènes déjà présents dans la souche initiale. Dans son travail de 1954, MAYR insistait sur le fait que l'aspect le plus important de cet événement serait la grande augmentation du degré d'homozygotie dans la petite population fondatrice isolée. Dans cette population de petite taille, cette homozygotie serait maintenue et même encore augmentée au cours des générations. Elle affecterait la valeur sélective de nombreux gènes, ainsi que l'équilibre interne global du génotype. Sous l'effet de la forte sélection naturelle qui s'exercerait dans cette population, le génotype serait profondément remanié, avant d'atteindre un nouvel état d'équilibre. La population pourrait ainsi passer d'un " pic adaptatif " (" adaptive peak ") à un autre, pour reprendre l'image de WRIGHT (1932). MAYR (1954 : 169-170) n'écrit pas que tous les gènes seraient directement modifiés, mais qu'ils seraient tout au moins pour la plupart " affectés " dans leur " environnement génétique " et leur valeur sélective :

> " We come thus to the important conclusion that *the mere change of the genetic environment may change the selective value of a gene very considerably*. Isolating a few individuals (the ' founders ') from a variable population which is situated in the midst of the stream of genes which flows ceaselessly through every widespread species will produce a sudden change of the genetic environment of most loci. This change, in fact, is the most drastic genetic change (except for polyploidy and hybridization) which may occur in a natural population, since it may affect all loci at once. Indeed, it may have

Source : MNHN, Paris

> the character of a veritable ' genetic revolution '. Furthermore, this ' genetic revolution ', released by the isolation of the founder population, may well have the character of a chain reaction. Changes in any locus will in turn affect the selective values at many other loci, until finally the system has reached a new state of equilibrium. "

On comprend dès lors que divers auteurs aient attribué à MAYR (1954) l'idée que la plupart des gènes seraient changés, idée qui ne résiste pas à l'examen, et que MAYR (1982 b ; 1124) affirme n'avoir jamais soutenue :

> " I did not claim in the least that every founder population experiences a genetic revolution. Neither did I claim that all or even most genes were genetically affected. All I claimed was that by changing their genetic milieu the phenotypic expression and hence the selective value of many genes would be affected. "

Le processus décrit ci-dessus, qui se produirait dans certaines populations isolées mais pas dans toutes, pourrait entraîner l'apparition d'innovations morphologiques et permettre le passage dans une nouvelle zone adaptative.

MAYR (1982 a, 1982 b, 1982 c) a récemment proposé une formulation légèrement modifiée de sa théorie, tenant compte des développements récents de la génétique et de l'étude de la spéciation. La caractéristique la plus importante de ce qu'il appelle maintenant spéciation péripatrique est la réorganisation du génotype sur des bases nouvelles, sans que pour autant la plupart des locus soient modifiés :

> " I did not claim in the least that every founder population experiences a genetic revolution. Neither did I claim that all or even most genes were genetically affected. All I claimed was that by changing their genetic milieu the phenotypic expression and hence the selective value of many genes would be affected ."

Les hypothèses de MAYR sur la révolution génétique ont donné lieu à de nombreuses critiques, dont plusieurs sont importantes (LEWONTIN, 1965 ; LANDE, 1980 ; CARSON & TEMPLETON, 1984), et dont la principale est sans doute le fait que ce modèle est fondé sur des conditions mutuellement contradictoires en génétique des populations :

> " Genetic revolution requires a significant increase in homozygosity relative to the ancestral condition. By emphasizing that the founders come primarily from peripheral demes, however, MAYR makes it more difficult to satisfy this requirement in the many species in which peripheral demes are already characterized by inbreeding and increased homozygosity. More damaging is the fact that a population's ability to respond to intense selection is directly proportional to the amount of genetic variation it has. Yet the genetic revolution model demands a rapid and effective response to selection precisely when genetic variation is at a minimum — conditions that make a rapid and effective response impossible. Thus, MAYR's genetic revolution model is based upon mutually contradictory population-genetic conditions. " (CARSON & TEMPLETON, 1984: 119).

AUTRES MODÈLES DE RÉVOLUTION GÉNÉTIQUE

D'autres modèles de spéciation par effet de fondateur ont été proposés après celui de MAYR (1954). Ainsi CARSON (1975, 1982) a proposé la " founder-flush speciation theory " (POWELL, 1978), récemment rediscutée par CARSON & TEMPLETON (1984), qui fait appel, comme son nom l'indique, à un effet de fondateur suivi d'une explosion démographique.

Source : MNHN, Paris

Dans un article fondamental, CARSON (1975) suggère que toute espèce diploïde possède deux systèmes distincts de variabilité génétique. Le système " ouvert " consiste en l'ensemble des gènes qui sont fréquemment polymorphes et qui peuvent se recombiner librement sans que cela ait des conséquences importantes sur la viabilité : il cite comme exemple de tels gènes ceux qui interviennent dans le polymorphisme enzymatique, dans la variabilité clinale et subspécifique. Ces gènes sont éventuellement susceptibles d'être introgressés d'une espèce à l'autre dans le cas des espèces s'hybridant occasionnellement dans la nature (SENE & CARSON, 1977). En revanche le système " fermé " consiste en blocs de gènes (" internally balanced gene blocks ") constituant des complexes coadaptés. De tels *supergènes* (DARLINGTON & MATHER, 1949 : 46) peuvent être préservés de la dissociation par recombinaison, par exemple par la présence d'inversions (voir WASSERMAN, 1968). Leur dissociation par crossing-over entraîne une forte réduction de la viabilité dans les conditions normales de la sélection naturelle. Ces blocs sont stables au sein d'une espèce mais diffèrent d'une espèce à l'autre. Ils ne peuvent être introgressés par hybridation d'une espèce à l'autre (SENE & CARSON, 1977). La spéciation exige donc de briser les blocs existants et d'en établir de nouveaux.

Les travaux récents sur la structure et le fonctionnement du génome des Eucaryotes ont permis de préciser la nature des supergènes qui constituent le système génétique " fermé " au sens de CARSON (1975, 1982). C'est ainsi que DEMARLY (1979) définit le concept de *linkat* :

" The linkat is presented as:

1. A set of loci which aggregated in a same chromosomal sector during species differentiation. These clusters show strong epistasy and generally represent coadapted functions.

2. Each of the loci are constituted by a series (of) duplicated transcriptional units. Their expression has some flexibility caused either by hierarchical repression or derepression between slightly differentiated duplicates or by rearrangements of introns to exons after DNA transcription, which breaks the dogma ' one gene one polypeptide chain '.

3. On these chromosomal segments the allelic arrangements which possess the highest adaptive value have been stabilized by genic and epigenic factors lowering the rate of recombination between them. Therefore they are inherited as a semistable block.

4. In some case it could be postulated that these arrangements contain inside them antimutator factors which give a longer perennity to the clusters.

Therefore linkats appear to be semi-stable functional units, the expression of which having some flexibility following environmental correlations and genetic background. This concept is included in a genetic system which minimizes genetic load. " (DEMARLY, 1979: 258).

Dans le modèle " founder-flush " de spéciation, une population fondatrice est isolée à partir d'une population ancestrale polymorphe et coadaptée. La dérive génétique qui suit l'événement de fondation commence à désorganiser le complexe génétique coadapté ancestral. La population s'installant dans un nouvel environnement, elle passe par une phase d'explosion démographique dans laquelle, en raison du relâchement de la sélection naturelle, la variabilité génétique de la population ancestrale est non seulement maintenue, mais encore augmentée par des phénomènes de recombinaison et d'altération des équilibres pléïotropiques. A la fin de cette phase d'explosion démographique, la population est donc hautement polymorphe. L'environnement devenant saturé, les forces sélectives réapparaissent, et peuvent entraîner une phase de mortalité massive, ce qui peut aboutir à ne plus laisser subsister qu'un individu ou quelques-uns, chez le(s)quel(s) les systèmes génétiques équilibrés et coadaptés initiaux ont pu être modifiés et réorganisés différemment. Ces individus atypiques, caractérisés par un nouveau système génétique " fermé " coadapté, peuvent être à l'origine d'une nouvelle espèce.

Source : MNHN, Paris

Le modèle de la " transilience génétique ", proposé par TEMPLETON (1979, 1980 a) et récemment rediscuté par CARSON & TEMPLETON (1984), est voisin du précédent, en ce sens qu'il ne fait pas appel á une forte augmentation du degré d'homozygotie, mais dans ce modéle le facteur principal de sélection, au lieu d'être externe (forte sélection aprés la période d'explosion démographique), est endogéne : il s'agit de la modification au hasard, dans une population trés réduite, des fréquences de quelques rares alléles " principaux " (" major alleles "), c'est-á-dire de génes ayant d'importants effets pléïotropiques. L'altération des fréquences initiales de ces alléles peut aboutir á la fixation à l'état homozygote de certains d'entre eux. La transformation de l'environnement génétique qui s'ensuit entraîne une modification fondamentale de la valeur sélective du génotype, et la population entre dans une phase de sélection. Si la population fondatrice posséde une variabilité génétique élevée á de nombreux locus (donc une hétérozygotie élevée), elle pourra répondre á cette sélection par une dérive génétique rapide vers un nouvel état d'équilibre (un nouveau génotype coadapté).

La validité des modéles de CARSON (1975, 1982) et de TEMPLETON (1980 a) est étayée non seulement par une étude théorique de ceux-ci (CARSON & TEMPLETON, 1984), mais encore par des travaux de laboratoire (POWELL, 1978 ; WALLACE, 1978 ; TEMPLETON, 1979 ; ARITA & KANESHIRO, 1979 ; AHEARN, 1980), ainsi que par l'étude des processus de spéciation dans certains groupes animaux, dont le plus spectaculaire á cet égard est celui des Drosophiles de Hawaii (CARSON & KANESHIRO, 1976). Dans un groupe trés différent, celui des Geckos, PASTEUR (1964, 1977, 1982) a également montré que certains phénoménes de spéciation s'expliquent manifestement par de tels effets de fondateurs.

Dans leurs travaux récents, TEMPLETON (1980 a, 1980 b, 1981, 1982) et CARSON & TEMPLETON (1984) ne se sont pas contentés de décrire le processus de la révolution génétique, mais ils ont tenté d'intégrer dans l'étude de ce processus des concepts théoriques de génétique des populations. Ils ont ainsi montré que la révolution génétique ne peut se produire que dans certaines conditions bien précises , non seulement écologiques et géographiques, mais encore génétiques : en d'autres termes, seules certaines espéces constituent un bon " terrain " pour un tel évènement. Ces auteurs ne prétendent donc nullement que tous les évènements de spéciation ont lieu par révolution génétique, mais que *certains* de ces évènements ont lieu ainsi. De plus, il insistent sur le fait qu'il existe plusieurs types distincts de révolution génétique :

> " there is not one founder principle in speciation, but several " (TEMPLETON, 1980 a: 1030).

Pour sa part, PASTEUR (1982) a donné une liste des propriétés (prédispositions, préadaptation, autres propriétés) d'une espéce ancestrale ou de certaines de ses populations qui faciliteront ou rendront possible la naissance á partir de celle-ci d'une espéce fille par effet de fondateur et révolution génétique.

À cet égard, il est intéressant de relever que l'accord avec la théorie de la révolution génétique (spéciation par effet de fondateur) n'implique nullement de maniére automatique l'accord avec la théorie récente des équilibres ponctués (ELDREDGE & GOULD, 1972 ; GOULD & ELDREDGE, 1977 ; STANLEY, 1979 ; GOULD, 1982). Tout d'abord, des résultats compatibles avec ce modéle peuvent être obtenus par d'autres modéles que celui de la spéciation par effet de fondateur (CARSON & TEMPLETON, 1984). Ensuite, il est inexact que, comme le pensent STANLEY (1979) ou GOULD (1982), la référence á un modéle de révolution génétique implique que la sélection et l'adaptation au sein d'une espéce (" phyletic gradualism ") ne jouent aucun rôle évolutif. En effet le rôle principal de la révolution génétique est de libérer l'espéce des contraintes épistatiques de son système génétique " fermé ", mais, ceci fait, il restera à reconstruire un nouveau système " fermé " coadapté, ce qui ne peut être un phénoméne instantané. Il y a de ce point de vue accord entre des auteurs qui ont développé des modéles différents pour la révolution génétique, comme MAYR, CARSON & TEMPLETON :

> " The evolution of a new coadapted gene complex (the event actually associated with the development of a new species) generally occurs *after* the genetic revolution, and it occurs via the normal operation of selection, mutation, drift, and so on within a single breeding population. The inference

Source : MNHN, Paris

that microevolutionary processes are unimportant in speciation because of genetic revolution is totally unfounded. " (CARSON & TEMPLETON, 1984: 126).

" What is crucial is the fact that prior epistatic and regulatory systems are broken up during a genetic revolution in the founder population, making room for new ones. This greatly facilitates and speeds up the acquisition of new adaptations. These are, of course, not acquired by single steps, and selection for their improvement continues. It may even be accelerated by the establishment of descendant founder populations. It is unknown and presumably variable whether such an evolutionary shift requires a few, scores, hundreds, or thousands of generations, but it is certainly by several orders of magnitude faster than the traditional phyletic evolution described in the paleontological literature as requiring millions of years. Even so, evolution through changes in founder populations is not a process of saltation but one of gradual evolution. The most important departure in the new way of thinking is to treat it as a populational phenomenon. " (MAYR, 1982 a: 618).

" One of the major effects of the disorganization described above is that it often may bring the relevant population close to extinction. Numbers become small; adaptations are impaired by stochastic effects. The mean fitness of the population is lowered as the various balanced genetic components of the gene pool are destabilized. If the population is to survive the threatened extinction, then, the generations that immediately follow the disorganization phase become crucial. Under these circumstances, a change in ambient environment is not a necessary prerequisite for genetic change. It is not a matter of the details of the genotype slavishly tracking the environment. What has happened is that the former genetic organizations of the gene pool, its old epistases and balances, are suddenly in disarray. Accordingly, selection begins to actively form new balances, using the remnant genetic elements segregating in the depauperate gene pool, which may continue to have a small effective size.

The ensuing one hundred to one thousand generations are considered crucial in the building of the organization of the new gene pool, and the synthesis of the new adaptations. In fact, this stage in the life history of the species, in this reductionist view, is the most important one from the point of view of progressive, significant genetic change per unit time. It is during this time that the adaptations characteristic of the species as a whole are forged by mutation, selection, and recombination along with other correlated morphological, behavioral, and physiological novelties of the new species. Basically, it is a gradual, anagenetic intrapopulational process; there is nothing saltational, rectangular, punctuated, concerted, or instantaneous about it. Macromutations and mutations profoundly affecting development are not required. As the gene pool expands in size and gradually equilibrates, the rate of genetic change is gradually reduced. In most diploid organisms, what has been achieved is considered to be a new complex dynamic balance, not a new fixed homozygous state. The biggest change may well be a change in internal genetic environment and interaction between the many component genes. " (CARSON, 1982: 423-424).

Pour le paléontologiste, des événements peuvent apparaître " instantanés ", alors que ceux-ci se sont déroulés sur de nombreuses générations : néontologistes et paléontologistes travaillent à des " échelles " différentes, et c'est principalement là que se situe la racine de la différence d'appréciation sur la nature plus ou moins " graduelle " des phénomènes évolutifs (voir p. ex. MAYR, 1982 b).

Par ailleurs, TEMPLETON (1980 a) a souligné que de nombreux groupes fossiles dont l'histoire a été interprétée comme appuyant la théorie des équilibres ponctués ne remplissaient probablement pas les conditions requises pour permettre la spéciation par effet de fondateur :

Source : MNHN, Paris

> " Consequently, founder-induced speciation models do not provide either a general theory of macroevolution or a general interpretation framework for the fossil data. " (CARSON & TEMPLETON, 1984: 126).

La théorie des équilibres ponctués souffre d'autres difficultés ou incohérences, analysées par exemple par MAYR (1982 b). Il existe plusieurs versions de cette théorie, dont les extrêmes sont d'une part une version " modérée ", "mayrienne ", ou " simpso-mayrienne ", qui reconnaît que la révolution génétique est un phénomène graduel et populationnel, bien que trés rapide, et une version " drastique " ou " goldschmidtienne ", qui fait appel á des notions comme les "mutations systémiques " ou les " monstres prometteurs ". Cette dernière version ignore l'aspect populationnel des phénoménes évolutifs et ne constitue qu'une simplification inacceptable des faits observés.

RÉVOLUTION GÉNÉTIQUE ET RÉARRANGEMENTS CHROMOSOMIQUES

Il est tentant de chercher à " visualiser " la révolution génétique, notamment au niveau des chromosomes. C'est ainsi que WILSON, SARICH & MAXSON (1974) ont suggéré qu'une révolution génétique pourrait être produite par un réarrangement de la position des génes sur les chromosomes ; les données de WILSON *et al.* (1975) parlent aussi dans ce sens. Selon ces auteurs, de tels réarrangements chromosomiques seraient particuliérement fréquents et rapides dans les groupes oú l'effectif efficace (WRIGHT, 1931) des populations reproductrices est faible (WILSON *et al.*, 1975, 1977 ; BUSH *et al.*, 1977), comme les populations fondatrices évoquées dans les modéles ci-dessus. Les réarrangements chromosomiques en question entraîneraient des modifications des systèmes de régulation génétique, sans que les génes de structure soient modifiés, mais avec des changements dans les taux des différents types de molécules régulatrices de l'activité génétique et, partant, dans les rapports quantitatifs entre les activités de différents génes, des franchissements de seuils (ZUCKERKANDL, 1979, 1980). Ces modifications des systémes de régulation génétique pourraient avoir des conséquences importantes tant en ce qui concerne la morphologie que l'isolement postzygotique á l'égard de la souche initiale. S'il est clair que tous les cas de spéciation, même par révolution génétique, ne rentrent pas dans le cadre de ce modéle, il est difficile pour l'instant d'estimer la proportion des cas de spéciation qui y rentrent. Selon WHITE (1978 : 324), plus de 90 % des cas de spéciation s'accompagneraient de réarrangements chromosomiques, mais la nature des implications de ces remaniements, notamment en ce qui concerne les mécanismes de régulation génétique, est encore fort mal connue :

> " In fact, each chromosomal rearrangement — whether fusion or dissociation, translocation, inversion, gain or loss of heterochromatin — must be regarded as a unique event whose consequences will be almost impossible to predict in the present state of our knowledge. " (WHITE, 1978: 336).

> " It seems unlikely that the chromosomal rearrangements that lead to changes in chromosome number or in the number of chromosome arms would themselves directly produce regulatory genetic changes. " (WHITE, 1982: 88).

> " The introduction of the concept that changes in gene regulation may have greater evolutionary significance than changes in the genes themselves has had a major impact on evolutionary studies in the last decade. (...) By potentially altering the *cis*-acting regulatory circuitry, a chromosome rearrangement may affect gene regulation, and thus organismal phenotype. (...) There is, however, little hard evidence on the types of chromosomal rearrangements observable by standard cytogenetic techniques that supports

Source : MNHN, Paris

this view. On the contrary, systematic studies of rodents have discovered numerous examples of cryptic chromosomal 'species', many of which involve substantial reorganization of the karyotype. (...) In these cases, cytological rearrangements have had no discernible phenotypic effects; those that do produce noticeable pathologies would be rapidly eliminated from natural populations. (...) Phenotypic changes clearly are not a general consequence of karyotypic change." (PATTON & SHERWOOD, 1983: 149).

"There is a reciprocal relationship between chromosome structure and gene function. The role of genes in determining the behavior, function, and even structure of chromosomes has been almost entirely neglected and is absent from discussions of the role of chromosome change in population divergence. The data available to date suggest that chromosome change may well be of secondary importance in processes of speciation and phyletic divergence." (PATTON & SHERWOOD, 1983: 152).

"Our own view is that genomic reorganization is crucial to morphological evolution. However, these changes are achieved by mechanisms more subtle than gross chromosomal rearrangement, and gross changes are not a necessary component of speciation and morphological change." (RAFF & KAUFMAN, 1983: 82).

Il est donc probable qu'il n'existe pas de relation directe, simple, entre les remaniements chromosomiques et l'évolution des systèmes de régulation génétique, elle-même associée à la spéciation et à l'évolution morphologique. Cette indépendance est soulignée par le fait maintenant bien connu que la spéciation peut avoir lieu sans que des réarrangements chromosomiques se produisent, comme en témoignent par exemple certaines espèces de Drosophiles hawaïiennes (CARSON, CLAYTON & STALKER, 1967 ; CARSON & KANESHIRO, 1976 ; etc.).

LA RÉVOLUTION GÉNÉTIQUE, UN MODE DE SPÉCIATION PARMI D'AUTRES

Quelques conclusions générales se dégagent de ce qui précède.

Il est tout d'abord certain que, dans des populations de petite taille et isolées, peut se produire, dans certaines conditions, une réorganisation fondamentale du génotype qui peut entraîner une modification de la morphologie, le passage dans une niche écologique nouvelle et la naissance d'une nouvelle espèce, laquelle pourra parfois être le point de départ d'un nouveau genre.

Plusieurs mécanismes ont été proposés pour tenter d'expliquer comment une telle réorganisation du génotype peut avoir lieu et, surtout, être fixée dans la population fondatrice. Certains de ces mécanismes sont peu vraisemblables, d'autres le sont plus, mais pour l'instant les données concrètes, reposant autant sur des faits expérimentaux que sur l'étude des populations et espèces naturelles, sont encore trop peu abondantes et détaillées pour permettre de savoir quels sont les mécanismes réellement en œuvre dans la nature, et quelle importance relative occupe chacun d'entre eux à l'échelle globale de l'évolution. Il est toutefois fort probable qu'il n'existe pas un seul mécanisme susceptible de produire un tel résultat, mais plusieurs, qui ne sont probablement pas encore tous connus (même sous la forme de "modèles").

Il serait bon à cet égard de ne pas répéter l'erreur qui a été commise dans le domaine de l'étude générale de la spéciation, où les polémiques se sont multipliées pendant des années : ces polémiques étaient en partie faussées car elles reposaient notamment sur l'hypothèse erronée que tous les cas de spéciation devaient obéir à des mécanismes similaires. Divers travaux récents ont au contraire amené à la conclusion qu'il existe certainement plusieurs types bien distincts de spéciation (voir p. ex. : SCUDDER, 1974 ; BUSH, 1975 ; CARSON, 1975, 1982 ; ENDLER, 1977 ; PASTEUR, 1977, 1982 ; WHITE, 1978 ; TEMPLETON, 1980 a, 1980 b, 1981, 1982 ; BARIGOZZI, 1982 ; ROSE & DOOLITTLE, 1983 ; CARSON & TEMPLE-

Source : MNHN, Paris

TON, 1984 ; BARTON & CHARLESWORTH, 1984). Ces différents modes de spéciation sont notamment en rapport avec le type d'écologie des espèces ancestrales (type d'environnement, taille et structure des populations), avec leur structure génétique, et avec les conditions géographiques (voir par exemple les divers chapitres dans BARIGOZZI, 1982) :

> " Quite often it has been concluded that one aspect of evolutionary change is the most important one with respect to speciation, such as karyotypic evolution (...), or that certain levels of genetic divergence correspond to certain levels of taxonomic status. (...) However, the evidence has dashed all these hopes: Speciation can occur in the absence of, or is uncorrelated in some groups with, karyotypic change (...), significant DNA sequence divergence (...), significant isozyme differentiation (...), morphological change (...), and shifts in niche or habitat (...). These studies do not imply that these factors are never involved in speciation, simply that one factor is not critical or necessary for all modes of speciation. Because of the failure of individual elements to identify a universal marker of speciation, some workers have investigated joint patterns of two or more of these differences and their relation to speciation. For example, in some vertebrates, karyotypic and morphological evolution are positively correlated with each other and with speciation rates, whereas protein evolution is uncorrelated with all the others (...). However, other studies do not support this pattern (...). Thus, there is also no universal joint pattern relative to speciation. However, predictable patterns and differences do emerge for particular groups of organisms (...), and population-genetic considerations are apparently important determinants of these patterns (...). " (TEMPLETON, 1981: 24).

Malgré cette diversité, il semble possible de rapporter les différents modes de spéciation à deux grandes catégories. Les spéciations appartenant à la première catégorie sont des phénomènes lents, dans lesquels des différences génétiques s'accumulent graduellement entre populations séparées ; quand celles-ci se retrouvent en contact, l'isolement reproducteur entre elles existe déjà, ou s'établit peu à peu. Les espèces issues d'un tel type de spéciation peuvent n'être séparées que par quelques changements génétiques " mineurs ", portant sur quelques locus structuraux seulement. La morphologie des deux espèces peut être très similaire ou même identique (notion d' " espèces jumelles " ou dualspecies ; voir BERNARDI, 1980). Il peut en être de même pour la structure de leurs chromosomes, pour leur comportement, leur écologie, etc. (sauf éventuellement quelques différences comportementales fonctionnant comme mécanismes pré-éjaculatoires d'isolement). Ces espèces restent souvent susceptibles de donner des hybrides viables, du moins dans des conditions expérimentales.

Dans les cas de spéciation appartenant à la deuxième catégorie en revanche, les modifications génétiques sont plus importantes et brutales. Sans pour autant concerner la totalité du génotype comme on le pensait initialement, ces modifications peuvent être de nature différente, puisqu'elles peuvent concerner les systèmes de régulation génétique eux-mêmes, et pas seulement les gènes de structure. Les spéciations de ce type ont vraisemblablement lieu surtout dans des petites populations fondatrices isolées. Elles donnent parfois, mais pas toujours, des espèces très dissemblables dans leurs morphologies, comportements, écologies, etc.

Les deux catégories de spéciation, " graduelle " et " quantique ", sont fondamentalement distinctes et se produisent dans des conditions fort différentes. Chacune de ces deux grandes catégories comporte de plus plusieurs modes distincts de spéciation (TEMPLETON, 1980 b, 1981, 1982).

Source : MNHN, Paris

Questions de terminologie

Comment désigner les cas de spéciation brusque, qui ont lieu dans des petites populations fondatrices isolées, et dans lesquelles le génotype subit une réorganisation fondamentale ? Plusieurs formules ont été proposées, qui pourraient convenir pour ce type de spéciation : " transilience " (Galton, 1894 ; terme repris avec un sens modifié par Templeton, 1979, 1980 a, 1980 b, 1981, 1982) ; " genetic revolution " (Mayr, 1954) ; spéciation par " catastrophic selection " (Lewis, 1962) ; " quantum speciation " (Grant, 1963 ; formule reprise par Stanley, 1979) ; " founder-flush speciation " (Powell, 1978) ; " regulatory revolution " (Templeton, 1979) ; " peripatric speciation " (Mayr, 1982 b) ; " rapid speciation " et " saltational speciation " (Ayala, 1982) ; "founder-induced speciation " (Carson & Templeton, 1984) ; etc.

Il est certain que ces différents termes ne sont pas strictement équivalents les uns des autres. La plupart d'entre eux furent justement introduits par leurs auteurs en raison du fait que les *mécanismes* (notamment génétiques) supposés pour ce type de spéciation étaient différents de ceux postulés par les auteurs précédents. Toutefois il est clair que ces différents concepts sont apparentés, puisqu'ils désignent tous des cas de spéciation brusque, et opposent ceux-ci aux phénomènes de spéciation graduelle et lente qui ont longtemps été considérés comme les seuls existants.

La formule de " révolution génétique " de Mayr (1954) a longtemps été employée pour désigner les cas de spéciation brusque par effet de fondateur dans une petite population isolée. Templeton (1979, 1980 a) ayant proposé la nouvelle formule de " genetic transilience ", Mayr (1982 a : 885-886) écrit á ce sujet :

> " Templeton assumed that his modified interpretation of genetic revolutions would require the introduction of a new term (' genetic transilience '). However, this change of interpretation is far less than between the species of Linnaeus, the gene of Johannsen, the mutation of de Vries, and the current concepts designated by these terms. We would drown in terminology if a new term were introduced every time a scientific concept was modified. Furthermore, Galton coined the term ' transilience ' for a major saltation in a single individual. "

La remarque de Mayr est justifiée, mais on s'explique mal alors pourquoi ce même auteur a éprouvé le besoin de proposer une autre formule, celle de " peripatric speciation ", pour désigner le même phénomène (Mayr, 1982 b, 1982 c) ! Pour notre part, nous estimons avec Bernardi (1956, 1980) et Mayr (1982 a) que seule la règle de priorité doit être appliquée pour choisir entre différents termes " synonymes ". Toutefois nous pensons que les termes de " transilience " et de " révolution génétique " ne sont pas synonymes, mais que le deuxiéme désigne un cas particulier seulement parmi l'ensemble des phénomènes visés par le premier.

Galton (1894 : 368) a défini le terme de *transilience* par opposition avec celui de *divergence* :

> " The phrase of organic stability must not as yet be taken to connote more than it actually denotes. Thus far it has been merely used to express the well-substantiated fact that a race does sometimes abruptly produce individuals who have a distinctly different typical centre, in the sense in which those words were defined. The inference or connotation is that no variation can establish itself unless it be of the character of a sport, that is, by a leap from one position of organic stability to another, or as we may phrase it, through ' *transilient* ' variation. If there be no such leap the variation is, so to speak, a mere bend or divergence from the parent form, towards which the off-spring in the next generation will tend to regress ; it

Source : MNHN, Paris

> may therefore be called a '*divergent*' variation. Thus the unqualified word variation comprises and confuses what I maintain to be two fundamentally different processes, that of transilience and that of divergence, and its use destroys the possibility of reasoning correctly in not a few important matters. The interval leapt over in a transilience may be at least as large as it has been in any hitherto observed instance, and it may be smaller in any less degree. Still, whether it has been large or small, a leap has taken place into a new position of stability. "

Bien entendu, comme le remarque MAYR (1982 a, 1982 c), le " modèle génétique " évoqué par GALTON (1894), qui consiste en une évolution brusque par macromutation chez un seul individu, est du même type que le modèle du " monstre prometteur " de GOLDSCHMIDT (1940), et n'est plus actuellement soutenable. Un tel modèle n'était toutefois pas absurde en 1894, avant la redécouverte des lois de MENDEL et avant la naissance de la génétique des populations. Le mérite de GALTON (1894) a été de distinguer deux types fondamentaux d'évolution, par divergence et par transilience. Cette distinction est encore valable de nos jours bien que d'autres termes aient parfois été utilisés pour la désigner : " phyletic gradualism " et " quantum evolution " (p. ex. : SIMPSON, 1944, 1953 ; STANLEY, 1979), " geographic speciation " et " quantum speciation " (AYALA, 1982), etc. En accord avec TEMPLETON (1980 b, 1981, 1982), nous estimons que les termes de *divergence* et de *transilience* de GALTON (1894) doivent être conservés pour désigner les deux grandes catégories de modes de spéciation.

Par ailleurs, comme l'a montré TEMPLETON (1980 b, 1981, 1982), la catégorie de la transilience, tout comme celle de la divergence, n'est pas homogène. Cet auteur distingue quatre modes fondamentaux de spéciation au sein de la première catégorie : " genetic transilience ", "chromosomal transilience ", " hybrid maintenance " et " hybrid recombination ". Certains de ces modes de spéciation ne font nullement appel à une population fondatrice de petite taille. C'est ainsi que la spéciation par polyploïdisation peut se produire en sympatrie et en une seule génération (voir à ce sujet DUBOIS, 1977 b et BOGART, 1980), et pourtant l'espèce polyploïde qui en résulte peut n'avoir aucun allèle différent de l'espèce diploïde (ou des deux espèces diploïdes, dans le cas de l'allopolyploïdie) dont elle découle : la nouvelle espèce polyploïde peut donner des hybrides parfaitement viables avec l'espèce (ou les espèces) diploïde(s) ancestrale(s), mais ces hybrides produisent des gamètes aneuploïdes et leur descendance manifeste de graves déséquilibres chromosomiques et n'est pas viable (voir p. ex. DUBOIS, 1977 b : 195). Dans de tels cas il est clair qu'il y a bien eu spéciation par " transilience ", mais nullement " révolution génétique ". Ce n'est qu'après une longue période de séparation que l'espèce polyploïde et son (ou ses) espèce(s) ancestrale(s) auront divergé suffisamment pour manifester des différences au niveau génique, et non plus seulement chromosomique.

Parmi les quatre types de transilience reconnus par TEMPLETON (1980 b, 1981, 1982), seul celui qu'il nomme " genetic transilience ", et que CARSON & TEMPLETON (1984) ont plus tard appelé " founder-induced speciation ", correspond au phénomène qui nous intéresse ici. De plus, comme nous l'avons vu, cette catégorie elle-même n'est pas homogène. Il est clair que la première désignation disponible pour cette catégorie est celle de spéciation par *révolution génétique* (MAYR, 1954). Nous proposons donc de conserver cette formule pour désigner un des types, seulement, de la catégorie plus vaste de la spéciation par *transilience*. Nous proposons d'employer ce terme dans un but purement *descriptif*, pour désigner les spéciations brusques dans les populations isolées, ce qui n'implique nullement un accord avec le modèle proposé, de manière purement spéculative, par MAYR (1954), pour expliquer le *mécanisme* à l'œuvre dans de telles spéciations. Quand il s'agit de mécanismes, il nous paraît préférable de les désigner, comme le font par exemple BARTON & CHARLESWORTH (1984), de noms tels que " modèle (ou théorie) de MAYR (1954) ", " modèle de CARSON (1975) ", " modèle de TEMPLETON (1980 a) ", etc.

Bien que, selon les règles proposées par BERNARDI (1956, 1980), un terme ne doive pas être rejeté pour " impropriété ", notons que celui de " révolution génétique ", qui a été critiqué à cet égard, nous paraît pour notre part fort bien choisi :

Source : MNHN, Paris

" It has been questioned, with some justification, whether the term ' revolution ' was not too strong. The student of history, however, knows that many revolutions hardly touched any other institution of a country except the form of its government. Furthermore, nothing ever occurs in other kinds of populations that even approaches the drastic genetic turnover of those founder populations that experience a genetic revolution. " (MAYR, 1982 b: 1124).

Il est clair par ailleurs que GOULD & ELDREDGE (1977) voient juste quand ils attribuent la résistance manifestée par de nombreux biologistes à l'égard de la notion d'évolution quantique, et plus particulièrement de la théorie de la révolution génétique, à des facteurs idéologiques, et nous nous associons à leur plaidoyer en faveur d'une " philosophie générale du changement " :

" We believe that a coherent, punctuational theory, fully consistent with Darwinism (though not with DARWIN's own unnecessary preference for gradualism), will be forged from a study of the genetics of regulation, supported by the resurrection of long-neglected data on the relationship between ontogeny and phylogeny (see GOULD 1977). AGER (1973, p. 100) (...) speaks in simile of the tempo that we support as most characteristic of the way our world works: ' The history of any one part of the earth, like the life of a soldier, consists of long periods of boredom and short periods of terror '. " (GOULD & ELDREDGE, 1977: 147).

RÉVOLUTION GÉNÉTIQUE ET GÉNIATION

Comme nous l'avons rappelé ci-dessus, il est maintenant clair qu'il n'existe pas un, mais plusieurs modèles de spéciation. Il y a tout lieu de penser également qu'il doit exister plusieurs modalités de spéciation par révolution génétique : les modèles de CARSON (1975, 1982) et de TEMPLETON (1980 a) en fournissent déjà deux possibilités (CARSON & TEMPLETON, 1984). Sans spéculer plus avant sur ces modèles de génétique des populations, ce qui nous paraît prématuré, nous voudrions pour terminer ce travail réfléchir un peu plus sur les relations qui peuvent exister entre révolution génétique et géniation.

Soulignons tout d'abord que nous ne pensons pas que les deux phénomènes soient toujours liés. En d'autres termes, nous pensons : (1) qu'il peut y avoir révolution génétique suivie d'une " simple spéciation ", sans apparition d'un nouveau genre ; (2) que, dans certains cas, un nouveau genre peut apparaître de manière progressive, graduelle, notamment dans une lignée soumise à un fort taux d'anagenèse. Toutefois, nous estimons que, (3) *dans la plupart des cas*, la géniation se produit à l'occasion d'une révolution génétique. En d'autres termes, nous estimons que, si les deux types fondamentaux de géniation (graduelle et quantique) existent vraisemblablement, le deuxième est bien plus fréquent que le premier.

La distinction fondamentale qui sépare, à notre avis, la géniation de la " simple spéciation ", est le fait que dans la deuxième les modifications du génotype portent uniquement ou principalement sur des gènes de structure, alors que dans la géniation elles portent principalement sur des gènes de régulation (sur le système génétique " fermé " de CARSON, 1975, 1982, et de SENE & CARSON, 1977).

Le fait que la modification des systèmes de régulation génétique puisse entraîner des transformations fondamentales dans l'expression génique (notamment lors du développement), donc dans les caractéristiques de la morphogenèse et, pour finir, dans la morphologie, la physiologie, l'écologie des adultes, a été évoqué à plusieurs reprises ci-dessus. Il fait l'objet d'une discussion détaillée dans l'ouvrage de RAFF & KAUFMAN (1983), qui insistent particulièrement sur le fait que les gènes de régulation, qui jouent un rôle évolutif considérable, sont en nombre relativement restreint : il suffira donc de la fixation, à l'occasion d'une révolution génétique, d'une mutation ou de quelques mutations seule-

Source : MNHN, Paris

ment portant sur de tels gènes, dans une population fondatrice isolée et de petite taille, pour aboutir á un changement " dissocié " au sens de LEMEN & FREEMAN (1984) et au passage dans une zone adaptative nouvelle.

À la lumiére de ce qui précède, nous croyons pouvoir formuler les affirmations suivantes :

(1) La naissance d'un nouveau genre n'est pas un événement simple et fréquent, en raison á la fois de contraintes génétiques et développementales, et de contraintes écologiques. Les contraintes du premier type sont connues depuis longtemps, et exprimées dans des concepts comme la canalisation, la coadaptation, l'épistasie, etc. Elles ont été évoquées de divers points de vue par exemple dans les discussions de MAYR (1975, 1982 b) sur l' " unité " ou la " cohésion " du génotype, dans celles de CARSON (1975, 1982) sur la notion de systéme génétique " fermé ", dans celles d'ALBERCH (1980, 1982), WAKE (1982 a, 982 b), WAKE, ROTH & WAKE (1983) et bien d'autres sur le rôle des contraintes développementales dans les processus évolutifs, etc. Ces contraintes sont évoquées en détail dans le livre de RAFF & KAUFMAN (1983). Les contraintes écologiques pour leur part sont évoquées par exemple dans les travaux de SIMPSON (1944, 1953) sur la discontinuité des zones adaptatives, séparées par des zones non-adaptatives.

(2) En raison de ces contraintes, la naissance d'un nouveau genre est surtout vraisemblable dans des conditions exceptionnelles. Ces conditions peuvent être réunies dans une population fondatrice de petite taille, soumise à un nouvel environnement : il peut alors se produire une révolution génétique, dans laquelle la " cohésion du génotype " est brisée, le systéme génétique " fermé " dissocié par recombinaison ou par mutation, et les systémes de régulation génétique fondamentalement modifiés, réorganisés. Le phénoméne de révolution génétique se déroule á l'échelle d'une population et non pas d'un individu isolé. Il s'agit de la fixation, par des phénoméne de génétique de population (sélection, adaptation, etc.), donc graduels même s'ils sont rapides, de gènes régulateurs nouveaux ou de nouvelles modalités d'interaction entre ces génes. Le modéle proposé pour ce processus réconcilie les approches moléculaire, développementale et populationnelle des phénoméne évolutifs.

(3) Toutes les révolutions génétiques ne donnent pas naissance à un nouveau genre, mais certaines le font.

PASTEUR (1982) a proposé de distinguer deux types d'événements dus á des effets de fondateurs : l'un, pour lequel il emploie le nom de transilience génétique, serait trés brusque, presque instantané ; l'autre, qu'il appelle révolution génétique, serait plus étalé dans le temps. Cet auteur a suggéré que la naissance d'un nouveau genre devait exiger un processus de révolution génétique étalé sur une trés longue période de temps, permettant de franchir le fossé qui sépare deux zones adaptatives. Pour ce processus, il a proposé le nom de " hopeful transilience " (PASTEUR, 1982), ou, en français, "hypertransilience " (PASTEUR, 1985 b). Il donne pour illustrer ce modèle l'exemple convaincant du genre de Gekkonidae malgaches *Millotisaurus*, pour lequel dés son travail de 1964, dont on relira avec profit la discussion, il employait la formule simpsonienne de " genése quantique d'un taxon de catégorie supérieure " (PASTEUR, 1964 : 105).

Il ne nous paraît cependant pas indispensable de faire appel á une phase d'instabilité de longue durée pour expliquer tous les cas de géniation par effet de fondateur. La particularité de la révolution génétique étant précisément de dissocier le systéme génétique " fermé " et de rendre possible la reconstruction d'un nouveau complexe génétique coadapté, ce processus permet précisément le passage rapide d'une zone adaptative à l'autre, sans " s'attarder " dans les zones inadaptatives qui séparent celles-ci. De plus, comme le souligne CARSON (1982), les espéces jeunes, qui n'ont pas encore eu le temps de reconstituer un systéme génétique " fermé ", sont susceptibles plus que d'autres d'entrer de nouveau dans des phases de déséquilibre aboutissant á de nouvelles spéciations :

> " It may well be that an old mature species becomes so locked into obligatory balances that this condition is not conducive to the formation of new species, since the genetic system is resistant to the disorganization phase. Such old species thus may not be competent for the budding off of

Source : MNHN, Paris

new ones; they may be looked upon as having essentially become inert from the evolutionary point of view.

Conversely, a fairly young species that has perhaps been through only several thousand generations of organizational balance may be capable of early budding off populations capable of disorganization and reorganization. This may account for the repeated observation, in the contemporary fauna and flora, of clusters of very closely related species ('explosive speciation'). I refer to species clusters found in some freshwater lakes (eg Lake Baikal) or species in clusters such as are found in Hawaiian drosophilids." (CARSON, 1982: 425).

Pour l'apparition de *Millotisaurus* comme pour d'autres cas semblables, il faut donc sans doute supposer une série de spéciations par révolutions génétiques successives plutôt qu'une longue période de déséquilibre "entre" deux genres.

Les révolutions génétiques qui interviennent dans le processus de génèse doivent être d'un type particulier, ou être suffisamment "importantes" en termes de remaniements génétiques, pour avoir les trois conséquences suivantes, qui caractérisent la naissance d'un nouveau genre (selon la conception du genre que nous avons développée ci-dessus) : (a) une modification de la morphologie, dont le facteur "forme" se trouve dissocié pour un temps du facteur "taille" ("decoupled event" de LEMEN & FREEMAN, 1984) ; (b) une isolation génétique postzygotique vis-à-vis de l'espèce ancestrale, avec laquelle l'hybridation devient impossible, en raison de l'incompatibilité des systèmes génétiques des deux espèces durant le développement de l'embryon hybride ; (c) une modification d'autres dimensions de l'holomorphe, et notamment un changement d'écologie et un passage dans une zone adaptative nouvelle. À notre avis ces trois phénomènes ne constituent pas des événements indépendants, mais sont ensemble les résultats d'un unique événement de "révolution génétique". Ces trois caractéristiques distinguent la génèse de la "simple spéciation", c'est-à-dire des phénomènes de spéciation qui entraînent seulement une multiplication d'espèces au sein d'un même genre, ce qui correspond à ce que LEMEN & FREEMAN (1984 : 1234) appellent "diversification in size within one shape group". La "simple spéciation" n'est pas accompagnée d'un changement de morphologie et d'écologie aussi important que celui qui sépare deux genres tels que nous les définissons. Dans quelques cas, la perte de l'aptitude à l'hybridation peut survenir au cours d'événements de "simple spéciation" : ceci n'est pas contradictoire avec ce qui précède, dans la mesure où l'incapacité de deux espèces à s'hybrider peut être causée par quelques facteurs génétiques seulement, parfois un seul gène. Cette incapacité n'a donc aucune signification évolutive ou systématique particulière. En revanche, le fait que deux espèces restent susceptibles de donner des hybrides adultes viables traduit le fait que leurs systèmes de régulation génétique sont restés compatibles, donc très voisins, et donc que les deux espèces restent membres d'un même genre.

(4) Nous avons vu que, dans une conception synthétique de la classification, les genres peuvent être définis par trois types de critères. Ceux-ci représentent les trois faces d'une même réalité : unités génétiques, phylogénétiques et écologiques, les genres sont des unités évolutives, qui existent comme telles dans la nature. À la lumière de ce qui précède, le genre apparaît comme une catégorie cruciale, qui traduit le fait qu'une espèce est sortie de la zone adaptative des espèces ancestrales et commence à conquérir un nouveau milieu. Le genre est ainsi la première des catégories supérieures, et pas seulement un "groupe d'espèces voisines". Les genres ainsi définis sont à la fois des clades et des grades. L'apparition d'un nouveau genre est un phénomène qualitativement différent de la "simple spéciation" : une fois qu'une espèce a franchi un "fossé" de déséquilibre adaptatif et "accosté" dans une nouvelle zone adaptative, une nouvelle explosion de spéciation pourra y avoir lieu. En ce sens, et sous forme d'abord d'*une seule espèce*, le genre "préexiste" aux espèces qui le composeront, son apparition permet leur multiplication. Après l'arrivée dans le nouveau grade, la radiation peut éventuellement donner naissance à des espèces de mieux en mieux adaptées et l'espèce ancestrale du genre peut disparaître, mais c'est elle qui a permis la spéciation ultérieure. En ce sens chaque genre est clairement un taxon *naturel*, traduisant

Source : MNHN, Paris

l'existence d'un phénomène réel dans la nature (voir aussi à ce sujet SCHAEFER, 1976).

(5) Les genres ainsi conçus peuvent avoir une " taille " très variable, certains étant monotypiques, d'autres très vastes (plusieurs centaines ou même milliers d'espèces). Plutôt que de tenter, par divers artifices, de démanteler les genres " trop vastes " et de regrouper les genres " trop petits ", par exemple en exigeant que la taille des " fossés " qui séparent les genres soit inversement proportionnelle à la taille de ces derniers (MAYR, LINSLEY & USINGER, 1953 ; MAYR, 1969), nous croyons au contraire qu'il faut respecter cette disparité, car elle traduit un phénomène réel. Les grands genres sont des genres qui ont " réussi ", qui ont conquis une zone adaptative large. Les petits genres en revanche se trouvent dans des zones adaptatives plus étroites ou déjà en partie occupées par des espèces d'origine phylogénétique différente. Ce serait vider la notion de genre de beaucoup de son sens que de briser automatiquement les grands genres. Il est alors utile de reconnaître, au sein des genres, des sous-unités taxinomiques : le dernier chapitre de ce travail est consacré à un bref examen de celles-ci.

CONCLUSION

Bien que le présent mémoire soit principalement consacré à la discussion des critères utilisables pour reconnaître les genres en zoologie, et notamment du nouveau critère d'hybridabilité, il nous a paru utile de nous pencher sur les mécanismes susceptibles de rendre compte du processus de géniation. La discussion qui précède s'appuie sur l'état actuel de nos connaissances en matière de spéciation animale : comme on l'a vu, celles-ci sont fort incomplètes, et la part des hypothèses est encore importante. Il se pourrait fort que certaines de celles-ci doivent être modifiées, ou même totalement abandonnées, dans l'avenir. Soulignons toutefois que ces modifications éventuelles ne devraient pas infirmer la validité des principales propositions que nous avons faites dans ce travail. En d'autres termes, s'il est vrai que le critère d'hybridabilité pour reconnaître les genres a l'avantage d'être en accord avec le modèle de géniation proposé ci-dessus (ce qui lui donne à notre avis toute sa signification biologique et évolutive), les deux toutefois peuvent être dissociés : il n'est pas indispensable d'adhérer à ce modèle de géniation pour accepter le critère d'hybridabilité, qui présente, comme nous l'avons vu, beaucoup d'avantages pratiques, indépendamment de la signification biologique et évolutive que nous lui accordons. Une telle adhésion n'est pas non plus nécessaire pour accepter le terme de *géniation* : celui-ci est purement descriptif, il désigne un phénomène évolutif indéniable, quels que soient les modèles que l'on propose pour en rendre compte. Si l'on reconnaît avec GOULD & ELDREDGE (1977 : 139)

> " that the importance of a phenomenon is not recognized unless it has a special name ",

il faut admettre que l'absence jusqu'en 1981 d'un terme propre pour désigner l'apparition d'un nouveau genre traduit le manque d'intérêt des évolutionnistes pour ce type d'évènements jusqu'à présent : nous voulons espérer que le présent travail suscitera un regain de réflexions et de recherches à cet égard.

Source : MNHN, Paris

LES CATÉGORIES TAXINOMIQUES ENTRE LE GENRE ET L'ESPÈCE

SUPERSPECIES, ULTRASPECIES ET SUPRASPECIES

Nous ne reviendrons pas ici sur la définition, l'historique et la synonymie des catégories de *superspecies* et d'*ultraspecies* : le lecteur est prié de se reporter à leur sujet au travail de BERNARDI (1980). Cet auteur s'est appliqué à éclaircir les problèmes, et à montrer que les nombreuses catégories forgées par les systématiciens dans le passé pour prendre place entre le sous-genre et l'espèce pouvaient se ramener à quelques-unes seulement, dont la superspecies de MAYR (regroupant des prospecies de BIRULA) et l'ultraspecies de KIRIAKOFF (regroupant des dualspecies de PRYER) sont les deux plus importantes. Espérons que cette mise au point fera autorité et que, à dater de ce travail, tous les systématiciens et évolutionnistes emploieront les mêmes termes pour désigner les mêmes phénomènes.

L'objectif de la démarche de BERNARDI est

> " de transformer les catégories taxinomiques en un instrument de travail pour l'étude de l'évolution au (lieu) d'être un obstacle à cette étude. " (BERNARDI, 1962 : 333).

C'est pourquoi il s'avère nécessaire de reconnaître plusieurs catégories entre le genre et l'espèce, ces catégories n'étant pas nécessairement emboîtées les unes dans les autres comme c'est le cas dans le reste de la hiérarchie linnéenne : il est ainsi tout à fait possible qu'un ensemble d'espèces constitue à la fois une superspecies et une ultraspecies.

Dans le volume-même où figure le travail de BERNARDI (1980), GÉNERMONT & LAMOTTE (1980) ont proposé une nouvelle catégorie superspécifique et infrasubgénérique, celle de *supraspecies*, qui regroupe en fait toutes les catégories supraspécifiques définies par BERNARDI (1980). La démarche de ces auteurs est donc inverse de celle de BERNARDI (1980) : ils proposent de réunir sous un même nom, dans une même catégorie, des ensembles d'espèces traduisant des phénomènes évolutifs bien différents, au lieu de réserver un terme distinct à chacun de ces phénomènes. La supraspecies de GÉNERMONT & LAMOTTE (1980) est une catégorie taxinomique dépourvue de signification évolutive précise et qui a un intérêt principalement " pratique ". Alors que l'emploi des catégories discutées par BERNARDI (1980) devrait inciter les auteurs à affiner autant que possible leurs analyses des phénomènes évolutifs, l'emploi de la supraspecies tendrait plutôt à décourager une telle entreprise, et pour cette raison ne nous paraît pas recommandable.

Source : MNHN, Paris

Complexe d'espèces et groupe d'espèces

La plus intèressante, pour l'èvolutionniste, des catègories immèdiatement supèrieures à l'espèce, est certainement celle de la superspecies. Très schèmatiquement, on peut concevoir la superspecies comme suit : lorsqu'une espèce a une aire de rèpartition relativement vaste, et que celle-ci est scindèe en plusieurs zones discontinues, il peut y avoir èvolution divergente, en allopatrie, des divers ensembles de populations ; ceux-ci peuvent rester membres d'une même espèce, dont ils constituent les sous-espèces, mais ils peuvent aussi atteindre le statut spècifique. Ces divers groupes peuvent alors être dèsignès comme les prospecies d'une même superspecies. Lorsqu'une zone de contact secondaire s'ètablit entre deux prospecies, il peut y avoir instauration dans cette règion d'une " zone de chevauchement et d'hybridation ", et les deux espèces ont dès lors une distribution parapatrique (voir p. ex. Dubois, 1977 b).

La distribution parapatrique est maintenue comme telle, pendant un certain temps, grâce à des mècanismes souvent mal connus : il semble que ce soit la simple prèsence de chacune des deux espèces qui soit la barrière qui interdise à l'autre d'être prèsente au-delà. Mais il s'agit là d'une situation transitoire, qui ne peut se maintenir durant des pèriodes gèologiques importantes. Deux èvolutions fondamentales peuvent être envisagèes à partir de cette situation : soit les deux espèces continuent à s'exclure mutuellement dans les règions qu'elle occupent, mais la zone de contact entre elles se dèplace progressivement, jusqu'à l'èlimination de l'une des deux, rejetèe contre une barrière naturelle (Dubois, 1977 b : 173) ; soit la divergence gènètique ou èco-èthologique entre les deux espèces se poursuit, autorisant peu à peu celles-ci à devenir sympatriques, au moins dans certaines règions.

Dans ce dernier cas, il n'est plus possible de parler de superspecies. On peut alors parler de *complexe d'espèces* ou de *groupe d'espèces*. Ces deux catègories sont souvent employèes indiffèremment, de manière relativement informelle, par les auteurs. Il nous semble toutefois qu'il pourrait être utile de les appliquer à deux situations èvolutives lègèrement diffèrentes, et ce faisant de poursuivre le travail de clarification terminologique de Bernardi (1980).

Le complexe d'espèces pourrait correspondre au premier stade èvolutif qui succède à la superspecies après l'instauration d'une sympatrie au moins partielle entre deux (ou plusieurs) espèces. À ce stade l'hybridation peut encore avoir lieu, quoique assez exceptionnellement, dans la nature. Notons toutefois que les hybrides obtenus sont alors soit non viables, soit stèriles, et ne sont donc pas à l'origine d'un flux gènique efficace (avec introgression) entre les deux espèces, car sinon nous nous trouverions dans la situation de deux entités n'ayant pas rèellement atteint le statut d'espèces mais correspondant à ce que Bernardi (1980) appelle des quasispecies ou des vicespecies.

L'hybridation naturelle tend ensuite à disparaître, pour être totalement ou presque totalement absente dans le cas du groupe d'espèces, dont de surcroît les espèces peuvent être largement sympatriques, et ne plus retenir grand trace de leur ancienne distribution allopatrique ou parapatrique. Les espèces d'un groupe d'espèces, toutefois, restent encore morphologiquement fort ressemblantes à l'espèce ancestrale unique dont elles descendent, ce qui leur donne cet " air de famille " dont parle Pasteur (1964 : 118), qui remarque de plus que les groupes d'espèces

> " sont des entités à signification essentiellement phylogènique qui peuvent ne pas être utilisables pour la détermination : ils se définissent positivement par les affinités qui rapprochent certaines espèces les unes des autres, non pas dichotomiquement et nègativement par des critères diagnostiques ; ils ne sont pas forcèment discriminables les uns des autres avec absolu. " (Pasteur, 1964 : 97).

Source : MNHN, Paris

Il existe divers degrés de complexification, à la suite de spéciations supplémentaires au sein du groupe, et, dans un but purement pratique, il peut être utile de reconnaître des subdivisions supplémentaires : sous-groupe, super-groupe d'espèces, etc. (voir p. ex. DUBOIS, 1976, 1977 c ; DUBOIS & KHAN, 1980 ; DUBOIS & MATSUI, 1983). Ces diverses catégories n'ont aucun statut formel en systématique et sont uniquement des conventions utiles.

Les groupes d'espèces sont des taxons bien moins diversifiés que les genres. De même qu'une espèce à large distribution peut être subdivisée en sous-espèces, un genre à vaste répartition peut l'être en groupes d'espèces. Les groupes d'espèces se forment plutôt, mais pas nécessairement, en allopatrie : il s'agit alors d'une différenciation géographique au sein d'un genre. Mais si la zone adaptative du genre ne présente pas de changements majeurs dans toute l'aire du genre, il y aura peu de divergence entre les groupes d'espèces, notamment pas de divergence écologique, chaque groupe jouant un rôle similaire dans chaque région. Un bon exemple à ce sujet est le genre cosmopolite d'Amphibiens Anoures *Bufo* (BLAIR, 1972 a).

Chaque spéciation implique toutefois une certaine divergence écologique, à l'échelle des espèces, permettant que plusieurs groupes d'espèces soient sympatriques. Le nombre de groupes d'espèces sympatriques dans une même région reste néanmoins limité, comme l'illustre aussi le genre *Bufo* (BLAIR, 1972 a).

Il peut être bon d'envisager brièvement la notation des différentes catégories de taxinomie évolutive que nous venons d'évoquer. Pour l'instant, les auteurs qui veulent exprimer l'appartenance d'une espèce à un complexe ou à un groupe d'espèces sont obligés de recourir à une périphrase, du type : " *Rana palustris*, du groupe de *Rana pipiens* ". Le mode de notation exposé par BERNARDI (1980 : 413-414), et qui a récemment été intégré dans le *Code international de Nomenclature zoologique* (ANONYME, 1985), permet d'alléger cette notation. L'exemple précédent pourrait ainsi s'écrire : *Rana* (gr. *pipiens*) *palustris*. Les quatre catégories supraspécifiques et infrasubgénériques envisagées ci-dessus pourraient être distinguées, dans une telle notation, par l'emploi au sein de la parenthèse de l'une des quatre abréviations suivantes : supersp. pour superspecies, cplx. pour complexe d'espèces, gr. pour groupe d'espèces et ultrasp. pour ultraspecies.

LE SYNKLEPTON

Durant les vingt dernières années, divers travaux ont mis en évidence l'existence dans la nature de " formes " animales particulières qui ne peuvent pas être considérées comme de " vraies espèces ", telles que les formes unisexuées, gynogénétiques et hybridogénétiques, de poissons des genres *Poeciliopsis* et *Poecilia* (voir p. ex. SCHULTZ, 1977), ou les formes hybridogénétiques d'Anoures du genre *Rana* (voir p. ex. DUBOIS, 1977 b, 1982 c).

Toutes ces formes, malgré leur diversité, ont les caractéristiques suivantes en commun :

(1) Elles sont d'origine hybride. Certaines d'entre elles proviennent d'hybridations entre deux " bonnes " espèces, d'autres d'hybridations entre une " bonne " espèce et une forme hybride.

(2) Ces formes ne se comportent pas génétiquement comme de " bonnes " espèces, mais ont les caractéristiques génétiques des clones. Les formes hybridogénétiques sont des hémiclones, et les formes gynogénétiques des clones à part entière.

(3) Ces formes ne peuvent pas se perpétuer seules dans la nature. Elles ont besoin de " voler " des gamètes à de " bonnes " espèces pour réaliser leur reproduction, ayant ainsi recours à une sorte de " parasitisme sexuel ".

Insistant sur le fait que de telles formes ne peuvent être considérées comme de vraies " espèces biologiques " (lesquelles se reproduisent et évoluent indépendamment les unes des autres, et se caractérisent par une reproduction sexuée biparentale, comportant un flux génique potentiellement libre entre tous les membres de l'espèce, des recombinaisons entre les génomes parentaux pendant la méiose, etc.), DUBOIS & GÜNTHER

Source : MNHN, Paris

(1982) ont proposé de désigner ces formes du nom de *kleptons*, et d'appeler *synkleptons* les groupes consistant en deux " bonnes espèces " (ou plus) et un (ou plusieurs) klepton(s) issu(s) de l'hybridation de ces espèces. Il ont proposé de considérer les kleptons comme des taxons du groupe-espèce, appartenant à une troisième catégorie taxinomique distincte de celle d'espèce et de sous-espèce, et il ont suggéré des régles pour la nomenclature de ces formes. Ainsi, au sein du synklepton *esculenta* du genre *Rana*, présent dans toute l'Europe, où il comporte plus d'une dizaine d'espéces et de kleptons distincts (DUBOIS, 1982 c), et oú existent de surcroît de nombreux types différents de populations (GÜNTHER, 1983), les noms suggérés pour les diverses formes existantes sont du type *Rana* (synkl. *esculenta*) *lessonae* pour les espèces, et *Rana* (synkl. *esculenta*) kl. *esculenta* pour les kleptons.

Synkleptons et kleptons sont des unités évolutives indéniables dans la nature : ce sont des unités phylogénétiques et génétiques (au sein desquelles des échanges génétiques continuent á avoir lieu entre formes séparées) et des unités écologiques (voir DUBOIS & GÜNTHER, 1982). Les kleptons peuvent se maintenir comme tels dans la nature pendant de longues périodes (parfois des milliers d'années), mais ce ne sont pas nécessairement des culs-de-sac évolutifs : ils peuvent constituer des stades intermédiaires menant á d'autres formes, comme de " bonnes " espèces bisexuées polyploïdes (voir notamment DUBOIS, 1977 b et BOGART, 1980).

Pour l'instant, kleptons et synkleptons ne sont connus avec certitude que chez les Vertébrés, mais, ainsi que nous l'avons suggéré (DUBOIS & GÜNTHER, 1982), il est fort possible que des situations similaires existent aussi chez les invertébrés, oú elles n'ont pas encore été reconnues comme telles. Il est probable que ces situations sont bien plus abondantes dans la nature qu'on ne l'a cru jusqu'á présent, et que divers ensembles considérés jusqu'ici comme des " groupes d'espèces " s'avéreront dans l'avenir être des synkleptons, composés de " bonnes " espèces et de kleptons.

LE SOUS-GENRE

INTRODUCTION

Bien que reconnue officiellement par le *Code international de Nomenclature zoologique*, la catégorie du sous-genre est employée de maniére trés inégale dans les différentes branches de la zoologie. Pour beaucoup d'auteurs, il s'agit simplement d'un " petit genre " ou d'un " grand groupe d'espéces ". Le sous-genre est rejeté par certains auteurs, notamment ceux qui estiment gênante la présence d'un nom latin, qui risque ensuite d'être élevé au rang générique (DUNN, 1943 ; DUELLMAN, 1977). Une telle conception semble indiquer que c'est la classification qui reflète la nomenclature, et pas l'inverse, ce qui est inacceptable en théorie et fort inquiétant si cela arrive en pratique.

Dans le cadre de la définition du genre ici proposée, il semble que le sous-genre puisse être conçu comme une catégorie distincte á la fois du genre et du groupe d'espéces, et qui permettrait de souligner l'existence de phénomènes évolutifs d'un type différent. Pour illustrer de maniére concréte ces différences, nous ferons largement appel ci-dessous á des exemples, pris dans le groupe des Amphibiens.

Le sous-genre pourrait être employé dans deux situations particulières :

(1) Il paraît tout d'abord indiqué de reconnaître des sous-genres lorsqu'on peut déceler, au sein d'un genre, une tendance manifeste à l'*amélioration*, l'*affinement* progressif de l'adaptation des espèces á la zone adaptative du genre : les premiéres espéces accostant dans la zone y sont encore assez mal adaptées, les suivantes le sont plus finement. Il peut y avoir une tendance au remplacement des premiéres par les suivantes (les sous-genres étant alors successifs), tout comme il est possible, dans certaines conditions, que les

Source : MNHN, Paris

deux sous-genres subsistent ensemble, éventuellement dans des régions différentes. Un bon exemple dans ce domaine est le cas des deux sous-genres du genre asiatique d'Amphibiens Anoures *Scutiger*, qui montrent deux étapes successives, d'ailleurs non clairement séparées par une discontinuité, dans l'adaptation á la vie torrenticole de haute altitude (DUBOIS, 1979 a, 1980 b).

(2) Un deuxiéme cas où la notion de sous-genre peut s'appliquer est celui oú la zone adaptative d'un genre est assez *large*, ou assez *diversifiée*, pour permettre une subdivision en plusieurs *sous-zones* contigües, dans lesquelles des groupes d'espéces *se spécialisent* (ce qui n'exclut pas que d'autres espéces ou groupes d'espéces conservent une écologie moins spécialisée, couvrant l'ensemble de la zone adaptative ou plusieurs sous-zones). Ces sous-genres sont alors contemporains et éventuellement sympatriques, se partageant les ressources et les niches. Un bon exemple dans ce cas est le genre *Rana*, dont la zone adaptative est exceptionnellement large et s'est découpée en plusieurs sous-zones, qui correspondent á autant de sous-genres (BOULENGER, 1918, 1920 ; DUBOIS, 1975, 1976, 1981 b, 1984 a, 1984 e).

Cette spécialisation au sein d'une zone, qui n'implique aucune discontinuité, est distincte du passage dans une zone différente. Il est possible de poser le postulat (DUBOIS, 1975, 1976, 1981 c, 1982 a) que, dans ce cas, les changements génétiques qui ont eu lieu seraient mineurs et donc éventuellement *réversibles*, qu'ils ne constitueraient pas une véritable révolution génétique.

LES CRITÈRES DU SOUS-GENRE

D'une telle conception du sous-genre découle la possibilité d'employer trois types de critéres pour distinguer sous-genre de genre.

Hybridabilité

Les espéces de divers sous-genres d'un même genre, malgré d'éventuelles différences relativement importantes sur les plans de la morphologie et de l'écologie, peuvent être susceptibles de donner entre elles des hybrides adultes viables. L'emploi de ce critére d'*hybridabilité*, longuement discuté plus haut, permettrait de trancher définitivement dans un bon nombre de problémes systématiques sur lesquels les auteurs se sont longtemps divisés. Il existe en effet de nombreux cas oú il est clair que deux ensembles d'espéces sont trés voisins, mais en même temps présentent des différences significatives. De tels cas ne sont pas rares notamment chez les Amphibiens, oú de plus, depuis NOBLE (1924), la catégorie du sous-genre est tombée en disgrâce. Les auteurs sont alors placés devant l'alternative suivante : ou bien il s'agit de deux genres, ou bien de simples groupes d'espéces. Certains auteurs insistant sur les différences et les autres sur les ressemblances, on a souvent assisté, sans que la découverte de nouveaux faits le justifie, á un va-et-vient entre ces deux attitudes, ce qui est largement préjudiciable á la stabilité de la nomenclature. Dans bien des cas, l'attitude intermédiaire, consistant á les considérer comme sous-genres d'un même genre, semble á même de résoudre au mieux le probléme, en affirmant á la fois la ressemblance (même genre) et la différence (sous-genres différents).

Un très bon exemple á ce sujet est le probléme du statut des " Rainettes " américaines regroupées sous le nom de *Pseudacris* (voir DUBOIS, 1982 a, 1984 b). Ce nom est d'un usage trés ancien en Amérique du Nord et pour cette raison les auteurs le conservent comme nom générique bien que les caractéres qui séparent *Pseudacris* de *Hyla* soient assez faibles. C'est ainsi que DUELLMAN (1970 : 642) écrit :

> " The frogs of the genus *Pseudacris* differ from most North and Middle American *Hyla* by having small discs and greatly reduced webbing on the feet. No other external features will distinguish them from *Hyla*. If these frogs occurred in South America, they probably would not have been recognized generically. "

Source : MNHN, Paris

Les espèces groupées sous *Pseudacris* sont en effet manifestement proches d'un point de vue phylogénétique de certains groupes de *Hyla*. comme en témoignent l'étude des chants (BLAIR, 1958, 1959), de l'ostéologie (GAUDIN, 1974) et des albumines (MAXSON & WILSON, 1975), ainsi que le fait que certaines combinaisons peuvent donner des hybrides (RALIN, 1970). Il est vrai néanmoins que les *Pseudacris* ont un faciés différent et un type d'écologie particulier, ces espèces étant qualifiées de " terrestrial " ou "terrestrial-fossorial " par RALIN (1970 : 44). Il existe donc á la fois de bons arguments pour considérer que ces espèces *sont* des *Hyla* et pour considérer que ce sont des *Hyla* " pas comme les autres ". Il paraît donc tout indiqué de traiter *Pseudacris* comme un sous-genre de *Hyla*, ce que jusqu'à nos travaux, malgré d'abondantes discussions sur le problème de " la validité de *Pseudacris* ", aucun auteur ne semble avoir songé á faire, le problème étant toujours posé dans les termes de la fausse alternative : " c'est un genre ou ce n'est rien ".

Un deuxiéme exemple peut être emprunté aux Amphibiens Urodéles, chez lesquels la réussite de l'hybridation entre l'espéce européenne *Pleurodeles waltl* et l'espéce asiatique *Tylototriton verrucosus* (FERRIER, BEETSCHEN & JAYLET, 1971) suffit á elle seule pour considérer, à notre avís, les deux espéces actuelles de *Pleurodeles* et les quatre espéces actuelles de *Tylototriton* (THORN, 1969 ; NUSSBAUM & BRODIE, 1982) comme appartenant á un seul genre *Pleurodeles*, tout en les maintenant dans deux sous-genres distincts, auxquels il faut ajouter un troisiéme sous-genre *Echinotriton* (voir NUSSBAUM & BRODIE, 1982 ; FROST, 1985 ; DUBOIS, 1987 b).

Réversibilité évolutive des caractéres

Un deuxiéme critére intéressant est celui de la *réversibilité* évolutive des caractéres adaptatifs. Le fait que cette réversibilité soit possible traduit le fait que ces caractéres sont déterminés par un trés petit nombre de génes, éventuellement par un seul gène de régulation. Il est permis de citer à ce sujet quelques exemples chez les Amphibiens.

La présence ou l'absence de ventouses á l'extrémité des doigts et orteils a pendant longtemps été considérée comme un caractére important, permettant de définir des genres, sinon des familles d'Anoures. Il est aisé toutefois de constater que de telles ventouses sont apparues de maniére indépendante et parallèle dans de nombreuses lignées d'Anoures. Des espèces d'un même genre, parfois trés voisines, peuvent différer entre elles pour ce caractère : c'est ainsi que certaines espéces sont " intermédiaires " á ce titre entre les sous-genres *Rana* et *Hylarana* du genre *Rana* (BOULENGER, 1920) ou que des espèces qui appartiennent manifestement au sous-genre *Hylarana*, comme *Rana galamensis* et *Rana darlingi* en Afrique (LAURENT, 1956) ou comme *Rana malabarica* en Asie (DUBOIS, 1981 b), sont dépourvues de ventouses. Il semble bien qu'il puisse suffire d'une seule mutation ou d'un très petit nombre de mutations pour déterminer la présence de dilatations terminales à l'extrémité des doigts et orteils chez une espèce qui en est habituellement dépourvue (SMITH & LIST, 1951). Même si, comme c'est vraisemblablement le cas, de telles " dilatations " ne sont pas identiques á de vraies ventouses, il semble clair que la présence ou l'absence de ventouses est chez les Anoures un caractére trés labile, susceptible d'apparaître ou de disparaître indépendamment dans différentes lignées, et qui ne saurait permettre á lui seul de séparer des genres.

De la même maniére, la présence de phalanges intercalaires, pourtant considérée par certains auteurs comme suffisante pour définir des familles d'Anoures, semble aussi un caractére de peu d'intérêt, puisque des phalanges surnuméraires peuvent apparaître à titre d'anomalies chez des espéces qui n'en présentent pas habituellement (DUBOIS, 1974 b). Il en va de même pour la présence d'épines nuptiales sur la poitrine et les bras des mâles reproducteurs, ces caractéres étant apparus indépendamment dans diverses familles et pouvant faire défaut chez des espéces trés voisines d'espèces qui en sont pourvues, comme c'est le cas entre les espéces presque jumelles *Rana liebigii* et *Rana vicina* (DUBOIS, 1980 a). Citons enfin l'absence d'un orteil aux pattes postérieures, qui a parfois été considérée comme un caractère générique, par exemple pour séparer *Salamandrella* de *Hynobius*, alors que l'ectrodactylie se rencontre dans certaines populations de *Hynobius* (MARUYAMA, 1977) et qu'on sait qu'elle peut être, dans certains cas, d'un déterminisme simple, monogénique, chez les Amphibiens (DUBOIS, 1977 a).

Le critére de la réversibilité peut également

Source : MNHN, Paris

être considéré de manière négative. Il est clair que certaines structures morphologiques ou certaines adaptations écologiques, physiologiques, etc., dépendent d'un déterminisme génétique complexe et ne permettent pas d'envisager une réversibilité vraie, c'est-à-dire un simple retour en arrière à des conditions strictement identiques aux conditions ancestrales, plésiomorphes, ce qui impliquerait pour ainsi dire une " contre-révolution génétique ". C'est ainsi que la ventouse ventrale des têtards rhéophiles d'*Amolops* (INGER, 1954, 1966) ne semble pas pouvoir être perdue à peu de frais et il est permis de supposer que le têtard d'une espèce issue du genre *Amolops* mais qui serait retournée secondairement à un mode de vie non torrenticole garderait quelque trace de la morphologie très particulière de ses ancêtres proches, et en tout cas manifesterait très vraisemblablement des différences notables avec les têtards du genre *Rana*, d'où le genre *Amolops* est sans doute issu (DUBOIS, 1982 a ; voir aussi KURAMOTO, WANG & YÜ, 1984).

Un autre exemple intéressant à ce titre est celui des Anoures africains actuellement réunis dans le genre *Nectophrynoides* (GRANDISON, 1978). Cet ensemble d'espèces constitue manifestement une unité homophylétique, séparée par un " fossé " morphologique net du genre *Bufo* et des autres genres de Bufonidae (GRANDISON, 1978). Toutefois, malgré le faible nombre d'espèces de ce groupe actuellement connues, celles-ci présentent une grande diversité de types de reproduction et de développement, qui peuvent être classés en quatre catégories principales (GRANDISON, 1978 ; WAKE, 1980). Ces quatre groupes manifestent entre eux des différences qui traduisent très vraisemblablement des changements génétiques importants et irréversibles, et il paraît fort indiqué de rendre compte de ce phénomène important en subdivisant cet ensemble en quatre genres distincts (DUBOIS, 1982 a, 1987 b) : un premier correspond à *N. osgoodi*, qui pond dans l'eau de nombreux œufs petits et pigmentés qui donnent naissance à des têtards de type classique (GRANDISON, 1978) ; un deuxième genre comprend *N. malcolmi*, qui pond à terre des œufs gros, peu nombreux et dépigmentés, et dont le déroulement se déroule hors de l'eau (GRANDISON, 1978) ; un troisième genre, qui conserve le nom *Nectophrynoides*, regroupe les espèces ovovivipares comme *N. tornieri* et *N. viviparus*, à œufs gros et peu nombreux (LAMOTTE & XAVIER, 1972 ; LAMOTTE & LESCURE, 1977) ; enfin un quatrième genre accueille les espèces vivipares *N. occidentalis* et *N. liberiensis*, à œufs petits et peu nombreux (LAMOTTE & LESCURE, 1977 ; XAVIER, 1979). Rien ne s'oppose à la création d'une sous-famille des Tornieriobatinae (DUBOIS, 1982 a, 1983 b, 1984 d, 1985, 1987 b), regroupant les quatre genres ci-dessus et quelques genres voisins, et soulignant le fait qu'ils constituent, au sein des Bufonidae, un groupe homophylétique, mais de rang supérieur à celui de genre. Bien d'autres exemples de ce type pourraient être cités.

Absence de discontinuités entre sous-genres

Un troisième et dernier critère est l'*absence de discontinuités* entre sous-genres. Il n'est pas rare qu'existent des espèces intermédiaires entre deux sous-genres, difficiles à classer et devant être assez arbitrairement rattachées à l'un des deux. La découverte de telles espèces peut amener à considérer comme sous-genres d'un même genre deux ensembles d'espèces qui avaient jusque-là été considérés comme des genres distincts : c'est le cas par exemple chez les Anoures des sous-genres *Scutiger* et *Oreolalax* du genre *Scutiger* (DUBOIS, 1979 a, 1980 b).

Quant à la distinction entre sous-genre et groupe d'espèces, ce n'est nullement une question de taille (nombre d'espèces). Un genre peut comporter soit des sous-genres, soit des groupes d'espèces, soit les deux, soit aucun des deux (voir p. ex. ROSEN & BAILEY, 1963). Le choix entre les deux catégories implique, dans la présente optique, un jugement de valeur sur le type d'évolution qui a donné naissance au groupe considéré. S'il ne s'est produit que des phénomènes de cladogenèse (spéciation), au sein d'une zone adaptative donnée, on parlera de groupes d'espèces. Si des phénomènes d'anagenèse (différenciation) s'y sont ajoutés, et comportant notamment une spécialisation écologique, il sera plus indiqué de reconnaître des sous-genres. Les grands genres d'Anoures sont à cet égard exemplaires : alors que *Bufo* et *Hyperolius* ne comportent que des groupes d'espèces, la différenciation écologique et morphologique est en revanche bien plus poussée au sein des genres comme *Rana* et *Hyla*, où il paraît justifié de reconnaître des sous-genres, comme BOULENGER (1918, 1920) et DUBOIS (1975, 1976, 1981 b, 1984 a, 1984 e, 1987 b) l'ont fait pour

Source : MNHN, Paris

Rana, mais comme nul ne semble encore l'avoir fait pour *Hyla*, malgré les intéressantes remarques de MARTIN & WATSON (1971), qui n'ont pas envisagé clairement cette possibilité.

Alors que les groupes d'espèces, dont les écologies sont similaires, cohabitent assez rarement, les sous-genres, étant spécialisés, peuvent être aisément sympatriques sur de vastes régions : c'est le cas pour plusieurs sous-genres de *Rana* en Afrique et en Asie.

Souvent, parce qu'ils sont adaptatifs, les caractères d'un sous-genre seront de " bons " caractères taxinomiques, utilisables par exemple dans des clefs de détermination et permettant une identification aisée (PASTEUR, 1964 : 97). Toutefois, et en raison notamment de la réversibilité des caractères, ce ne sera pas toujours le cas : les sous-genres comme les genres peuvent être polythétiques.

À l'échelle du sous-genre il peut être difficile d'établir si l'on a affaire á un homophylétisme vrai ou á un parallélisme évolutif. C'est ainsi que le " grade " *Hylarana* est peut-être issu plusieurs fois, en Asie, du " grade " *Rana* s. str., donnant ainsi naissance aux divers groupes d'espèces du sous-genre *Hylarana* (BOULENGER, 1920 ; DUBOIS, 1981 b, 1982 a). Bien qu'il soit indiqué de démanteler autant que possible les sous-genres qui s'avèrent ainsi artificiels, c'est ici un problème moins grave qu'au niveau du genre, le sous-genre, contrairement au genre, exprimant une *tendance* plus qu'une *rupture*.

INTÉRÊT NOMENCLATURAL DU SOUS-GENRE

Le sous-genre présente de grands avantages nomenclaturaux qui semblent avoir, au moins en partie, échappé á bien des systématiciens, notamment parmi les spécialistes d'Amphibiens, bien qu'ils aient été soulignés par quelques auteurs (METCALF, 1915 ; SCHENCK, 1937 ; SIMPSON, 1943 ; EDWARDS, 1953 ; CROWSON, 1970 ; DUBOIS, 1981 c, 1982 a, 1984 e ; etc.).

Le sous-genre est tout d'abord *conservatif*. Il permet de conserver d'anciens noms particulièrement connus. Ce serait par exemple le cas si l'on était amené, pour satisfaire au critère d'hybridabilité, á supprimer divers genres actuels d'Oiseaux, de Téléostéens : les noms de ces anciens genres pourraient être gardés, au moins en partie, pour désigner des sous-genres.

L'emploi du nom de sous-genre, lorsqu'on désigne une espèce, est *facultatif*. Ce nom doit être employé dans les travaux purement systématiques ou faunistiques, et peut l'être pour désigner, par exemple, une unité écologique intéressante dans un travail d'écologie. Ce nom peut être totalement omis dans les travaux éloignés de ces préoccupations, travaux embryologiques, physiologiques, biochimiques, etc., travaux pour lesquels il est surtout fondamental de connaître le groupe générique auquel se rattache l'espèce (voir ROSEN & BAILEY, 1963). Le nom de sous-genre peut également être délibérément omis dans des travaux systématiques, quand l'attribution d'une espèce á un sous-genre donné pose des problèmes, par exemple nomenclaturaux (voir DUBOIS, 1977 c).

Dans certains travaux de révision, un auteur peut être amené á subdiviser de manière provisoire un genre en plusieurs sous-genres, sans être toujours certain de la validité de chacun de ceux-ci. S'il existe des noms disponibles pour ceux-ci, il est alors possible de les employer, mais sinon il faut éviter de créer des noms tant que de bons arguments ne sont pas venus confirmer la validité des sous-genres. Ceci ne pose aucun problème nomenclatural puisque seuls les noms de genre et d'espèce sont indispensables.

Le nom de sous-genre est enfin un nom latin unique, *collectif*. Il permet de désigner un groupe par un nom, sans avoir á chaque fois à le décrire ou le qualifier. Cela peut être fort utile lorsque, par exemple dans un travail de révision systématique, ce groupe doit être désigné comme tel des dizaines de fois dans le texte (voir p. ex. DUBOIS, 1976). Cette simplification de l'écriture est, ne l'oublions pas, la raison d'être fondamentale d'une nomenclature comme la nomenclature linnéenne.

MAYR (1969 : 197) suggérait que lorsqu'on hésite quant au statut á attribuer à deux ensembles allopatriques de populations (espèces ou sous-espèces ?), l'on choisisse le statut de sous-espèces. De la même manière, lorsqu'on hésite quant au

Source : MNHN, Paris

statut d'un groupe (genre ou sous-genre ?), il paraît indiqué de considérer celui-ci comme un sous-genre. Cette attitude est en effet conservatrice, permettant de garder provisoirement les deux noms s'ils existent. Une telle procédure indique à la fois le groupe large auquel on rattache les espèces et l'existence d'une divergence, et est de nature à stimuler des recherches plus approfondies sur les relations entre les deux groupes (Dubois, 1982 a, 1984 e).

Conclusion

La hiérarchie genre/sous-genre/groupe d'espèces n'a rien d'obligatoire. De grands genres peuvent n'admettre aucune subdivision et des genres très petits peuvent comporter des sous-genres. Parmi les divers noms latins qui peuvent figurer dans la désignation d'une forme (noms de sous-espèce, espèce, groupe d'espèces, sous-genre, etc.), les deux noms générique et spécifique restent les plus importants et les seuls indispensables dans tous les cas. La complication de la nomenclature binominale traduit l'accroissement de nos connaissances, mais cela ne doit pas faire oublier que le binomen linnéen reste le nom le plus important, notamment pour les non-systématiciens, auxquels la systématique se doit d'apporter des informations utiles. En acceptant un concept assez " large " du genre, nous donnons la prééminence aux discontinuités importantes : pour un non-systématicien, la distinction entre *Rana* et *Platymantis* (caractérisé par son développement " terrestre ") ou entre *Rana* et *Amolops* (caractérisé par son têtard très particulier) est plus importante que celles entre *Rana* et *Hylarana* (Inger, 1954, 1966) ou entre *Scutiger* et *Oreolalax* (Dubois, 1979 a, 1980 b), car entre ces derniers ensembles il n'existe pas de discontinuité nette. Cette différence doit être traduite dans la classification.

Source : MNHN, Paris

Remerciements

Pour les aides diverses qu'ils nous ont apportées lors de la préparation de ce mémoire, nous adressons nos remerciements les plus sincères à John C. Avise (Athens), Jacques Daget (Paris), Georges et Nicole Pasteur (Montpellier), Luc Plateaux (Paris), Louis Thaler (Montpellier), Simon Tillier (Paris), Gregory S. Whitt (Urbana), Émile Zuckerkandl (Menlo Park), et particulièrement Roger Bour, Jean-Jacques Morère, Dominique Payen et Marie-Noëlle Uhl (Paris).

Paris, le 7 novembre 1985

Source : MNHN, Paris

Références bibliographiques

Anonyme, 1985. — *Code international de Nomenclature zoologique*. Troisième édition. London, International Trust for zoological Nomenclature : i-xx + 1-338.

Abelson, J., 1980. — A revolution in biology. *Science*, **209**: 1319-1321.

Ager, D. B., 1973. — *The nature of the stratigraphical record*. New York, Wiley: 1-114.

Ahearn, J. N., 1980. — Evolution of behavioral reproductive isolation in a laboratory stock of *Drosophila silvestris*. *Experientia*, **36**: 63-64.

Aimar, C., 1977. — Contrôle cytoplasmique de la segmentation chez les Amphibiens : modifications des rythmes du clivage de l'œuf après injection de cytoplasme hétérospécifique. *C. r. Acad. Sci.*, (D), **284**: 215-218.

Aimar, C. & Delarue, M., 1976. — Modification, par injection de cytoplasme hétérospécifique, de la chronologie du premier clivage de l'œuf d'Amphibien. *C. r. Acad. Sci.*, (D), **282**: 1737-1740.

Aimar, C., Delarue, M. & Vilain, C., 1981. — Cytoplasmic regulation of the duration of cleavage in Amphibian eggs. *J. Embryol. exp. Morph.*, **64**: 259-274.

Alberch, P., 1980. — Ontogenesis and morphological diversification. *Amer. Zool.*, **20**: 653-667.

— 1982. — Developmental constraints in evolutionary processes. *In*: J. T. Bonner (ed.), *Evolution and development*, Berlin, Heidelberg & New York, Springer-Verlag: 313-332.

Alberti, B., 1978. — Quelques considérations sur le problème du " genre ". *Linneana belgica*, 7: 175-177.

Alphéraky, S., 1912. — Sur les notions " genre " et " sous-genre " dans la classification zoologique. *In*: C. Oberthür (réd.), *Études de Lépidoptérologie comparée*, Rennes, 6: 35-45.

Anderson S. & Jones, J. K., Jr., 1967. — *Recent Mammals of the world. A synopsis of families*. New York, The Ronald Press Company: i-viii + 1-453.

Ansevin, K. D. & Williams, B. J., 1974. — Massive cytoplasmic transfers between early blastomeres of *Rana pipiens* eggs. *J. exp. Zool.*, **190**: 373-379.

Aquadro, C. F. & Avise, J. C., 1982. — Evolutionary genetics of birds. VI. A reexamination of protein divergence using varied electrophoretic conditions. *Evolution*, **36**: 1003-1019.

Arita, L. H. & Kaneshiro, K. Y., 1979. — Ethological isolation between two stocks of *Drosophila adiastola* Hardy. *Proc. Hawaii. entomol. Soc.*, **13**: 31-34.

Arnold, E. N., 1973. — Relationships of the Palaearctic lizards assigned to the genera *Lacerta, Algyroides* and *Psammodromus* (Reptilia: Lacertidae). *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Zoology*, **25**: 289-366.

Ashlock, P. D., 1971. — Monophyly and associated terms. *Syst. Zool.*, **20**: 63-69.

— 1972. — Monophyly again. *Syst. Zool.*, **21**: 430-438.

— 1980. — An evolutionary systematist's view of classification. *Syst. Zool.*, **28**: 441-450.

Avise, J. C., 1983. — Commentary. *In*: A. H. Brush & G. A. Clark, Jr. (eds.), *Perspectives in ornithology*, Cambridge, Cambridge Univ. Press: 262-270.

Avise, J. C. & Aquadro, C. F., 1982. — A comparative summary of genetic distances in the Vertebrates. Patterns and correlations. *Evol. Biol.*, **15**: 151-185.

Avise, J. C., Patton, J. C. & Aquadro, C. F., 1980. — Evolutionary genetics of birds. Comparative molecular evolution in New World warblers and rodents. *J. Hered.*, **71**: 302-310.

Avise, J. C. & Smith, M. H., 1974. — Biochemical genetics of sunfish. II. Genic similarity between hybridizing species. *Amer. Nat.*, **108**: 458-472.

Ayala, F. J., 1977. — Phylogenies and macromolecules. *In*: T. Dobzhansky, F. J. Ayala, G. L. Stebbins & J. W. Valentine, *Evolution*, San Francisco, Freeman: 262-313.

— 1982. — Gradualism versus punctualism in speciation: reproductive isolation, morphology, genetics. *In*: Barigozzi (1982): 51-66.

Ball, I. R., 1983. — On groups, existence and the ordering of nature. *Syst. Zool.*, **32**: 446-451.

Baltzer, F., 1952. — The behaviour of nuclei and cytoplasm in Amphibian interspecific crosses. *S. E. B. Symposia*, **6**: 230-242.

Banks, R. C. & Johnson, N. K., 1961. — A review of North American hybrid hummingbirds. *Condor*, **63**: 3-28.

Barbault, R., 1974 a. — Le régime alimentaire des Amphibiens de la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). *Bull. I.F.A.N.*, **36** (A) : 952-972.

Source : MNHN, Paris

— 1974 b. — Observations écologiques dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire) : structure de l'herpétocénose. *Bull. Ecol.*, **5**: 7-25.

— 1980. — L'analyse de l'organisation des peuplements, étape capitale dans l'étude des écosystèmes. *Acta Oecol., Oecol., Gener.*, **1**: 237-247.

— 1981. — *Écologie des populations et des peuplements. Des théories aux faits.* Paris, Masson : i-vii + 1-200.

— 1984. — Stratégies de reproduction et démographie de quelques Amphibiens Anoures tropicaux. *Oikos*, 43: 77-87.

BARIGOZZI, C., ed., 1982. — *Mechanisms of speciation.* New York, Liss: i-xiv + 1-546.

BARTLETT, H. H., 1940. — History of the generic concept in botany. *Bull. Torrey bot. Club*, **67**: 349-362.

BARTON, N. H. & CHARLESWORTH, B., 1984. — Genetic revolutions, founder effects, and speciation. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **15**: 133-164.

BECK, W. M., Jr. & BECK, E. C., 1968. — The concept of genus in the family Chironomidae. *Ann. zool. fennici*, **5**: 14-16.

BENGTSSON, B. O., 1980. — Rates of karyotype evolution in Placental Mammals. *Hereditas*, **92**: 37-47.

BERNARDI, G., 1956. — Contribution á l'étude des catégories taxonomiques. I. Avant-propos, nomenclature et définitions. *Bull. Soc. ent. Fr.*, **61**: 194-200.

— 1962. — Discussion. *In*: F. A. SCHILDER, Das Geographische Prinzip in der Taxonomie. *In*: *Verhandl. XI. Internat. Kongr. Entom. Wien*, Band III: 329-333.

— 1980. — Les catégories taxonomiques de la systématique évolutive. *Mém. Soc. zool. Fr.*, **40**: 373-425.

— 1983. — Le genre et le sous-genre en taxonomie conventionnelle et évolutive. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **108**: 135-141.

BIGELOW, R. S., 1956. — Monophyletic classification and evolution. *Syst. Zool.*, **5**: 145-146.

BILLINGTON, W. D., JAMES, D. A. & KIRBY, D. R. S., 1968. — Some effects of genetic dissimilarity between mother and foetus. *J. Reprod. Fert.*, suppl. **3**: 1-7.

BLAIR, W. F., 1958. — Call difference as an isolation mechanism in Florida species of hylid frogs. *Quart. J. Florida Acad. Sci.*, **21**: 32-48.

— 1959. — Call structure and species groups in U.S. treefrogs (*Hyla*). *Southwest Nat.*, **3**: 77-89.

— ed., 1972 a. — *Evolution in the genus* Bufo. Austin & London, Univ. Texas Press: i-viii + 1-459.

— 1972 b. — Evidence from hybridization. *In*: BLAIR (1972 a): 196-232 + 388-435.

BLANDIN, P., 1978. — Les reconstitutions phylogénétiques " sans fossiles " : les méthodes, leurs possibilités, leurs limites. *Rev. Quest. sci.*, **149**: 55-75.

BLONDEL, J. & BOURLIÈRE, F., réd., 1979. — Le concept de niche en écologie animale. *La Terre et la Vie*, **33**: 343-520.

BOCK, W. J. & FARRAND, J., Jr., 1980. — The number of species and genera of recent birds: a contribution to comparative systematics. *Amer. Mus. Novit.*, **2703**: 1-29.

BOCQUET, C., GÉNERMONT, J. & LAMOTTE, M., réd., 1976. — Les problèmes de l'espèce dans le régne animal. Tome I. *Mém. Soc. zool. Fr.*, **38**: 1-407.

— 1977. — Les problèmes de l'espèce dans le régne animal. Tome II. *Mém. Soc. zool. Fr.*, **39**: 1-381.

— 1980. — Les problèmes de l'espèce dans le régne animal. Tome III. *Mém. Soc. zool. Fr.*, **40**: 1-453.

BOGART, J. P., 1972. — Karyotypes. *In*: BLAIR (1972 a): 171-195 + 361-387.

— 1980. — Evolutionary implications of polyploidy in Amphibians and Reptiles. *In*: W. H. LEWIS (ed.), *Polyploidy, biological relevance*, New York, Plenum Press: 341-378.

BOULENGER, G. A., 1918. — Aperçu des principes qui doivent régir la classification naturelle des espèces du genre *Rana*. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **43**: 111-121.

— 1920. — A monograph of the South Asian, Papuan, Melanesian, and Australian frogs of the genus *Rana*. *Rec. Indian Mus.*, **20**: 1-126.

BRACHET, J., 1957. — *Biochemical cytology*. New York, Academic Press: i-xi + 1-516.

BRIGGS, R. & KING, T. J., 1959. — Nucleocytoplasmic interactions in eggs and embryos. *In*: J. BRACHET & A. E. MIRSKY (eds.), *The Cell*, vol. I, New York & London, Academic Press: 537-617.

BRITTEN, R. J. & DAVIDSON, E. H., 1969. — Gene regulation for higher cells: a theory. *Science*, **165**: 349-357.

BRUN, R. & KOBEL, H. R., 1977. — Observations on the fertilization block between *Xenopus borealis* and *Xenopus laevis laevis*. *J. exp. Zool.*, **201**: 135-137.

BUSH, G. L., 1975. — Modes of animal speciation. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **6**: 339-364.

BUSH, G. L., CASE, S. M., WILSON, A. C. & PATTON, J. L., 1977. — Rapid speciation and chromosomal evolution in mammals. *Proc. nat. Acad. Sci. U.S.A.*, **74**: 3942-3946.

CAIN, A. J., 1954. — Subdivisions of the genus *Ptilinopus* (Aves, Columbae). *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Zoology*, **2**: 265-284, 2 pl.

— 1956. — The genus in evolutionary taxonomy. *Syst. Zool.*, **5**: 97-109.

— 1958. — Logic and memory in Linnaeus's system of taxonomy. *Proc. Linn. Soc. Lond.*, **169**: 144-163.

CAMP, W. H., 1940. — Our changing generic concepts. *Bull. Torrey bot. Club*, **67**: 381-389.

CARSON, H. L., 1975. — The genetics of speciation at the diploid level. *Amer. Nat.*, **109**: 83-92.

— 1982. — Speciation as a major reorganization of polygenic balances. *In*: BARIGOZZI (1982): 411-433.

CARSON, H. L., CLAYTON, F. E. & STALKER, H. D., 1967. — Karyotypic stability and speciation in Hawaiian *Drosophila*. *Proc. nat. Acad. Sci. U.S.A.*, **57**: 1280-1285.

Source : MNHN, Paris

CARSON, H. L. & KANESHIRO, K. Y., 1976. *Drosophila* of Hawaii: systematics and ecological genetics. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 7: 311-345.

CARSON, H. L. & TEMPLETON, A. R., 1984. — Genetic revolutions in relation to speciation phenomena: the founding of new populations. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **15**: 97-131.

CHAMPION, M. J. & WHITT, G. S., 1976. — Synchronous allelic expression at the glucosephosphate isomerase *A* and *B* loci in interspecific sunfish hybrids. *Biochem. Genet.*, **14**: 723-737.

CHARLESWORTH, B., LANDE, R. & SLATKIN, M., 1982. — A neo-Darwinian commentary on macroevolution. *Evolution*, **36**: 474-498.

CHEN, P. S., 1967. — Biochemistry of nucleo-cytoplasmic interactions in morphogenesis. *In*: R. WEBER (ed.), *The biochemistry of animal development*, vol. **II**, New York & London, Academic Press: 115-191.

CHERRY, L. M., CASE, S. M., KUNKEL, J. G. & WILSON, A. C., 1979. — Comparisons of frogs, humans, and chimpanzees. *Science*, **204**: 435.

CHERRY, L. M., CASE, S. M., KUNKEL, J. G., WYLES, J. S. & WILSON, A. C., 1982. — Body shape metrics and organismal evolution. *Evolution*, **36**: 914-933.

CHERRY, L. M., CASE, S. M. & WILSON, A. C., 1978. — Frog perspective on the morphological difference between humans and chimpanzees. *Science*, **200**: 209-211.

CLARK, A. H., 1911. — The ontogeny of a genus. *Amer. Nat.*, **45**: 372-374.

CLARK, R. B., 1977. — Phylogenetic reconstruction. *Verh. Dtsch. Zool. Ges.*, **70**: 175-183.

CLARKE, A. G. & HETHERINGTON, C. M., 1972. — Immunogenetic aspects of maternal/fetal relations. *J. Reprod. Fert.*, suppl. **15**: 99-118.

CLAYTON, W. D., 1972. — Some aspects of the genus concept. *Kew Bull.*, **27**: 281-287.

COMMONER, B., 1969. — *Quelle terre laisserons-nous à nos enfants ?* Paris, Seuil : 1-206.

COPE, E. D., 1868. — On the origin of genera. *Proc. Acad. nat. Sci. Phila.*, **20**: 242-300.

COTHRAN, E. G. & SMITH, M. H., 1983. — Chromosomal and genic divergence in mammals. *Syst. Zool.*, **32**: 360-368.

COUSIN, G., 1967. — Quelques points de vue sur l'hybridation chez les animaux. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **92**: 441-485.

CRACRAFT, J., 1972. — The relationships of the higher taxa of birds: problems in phylogenetic reasoning. *Condor*, **74**: 379-392.

CROWSON, R. A., 1970. — *Classification and biology*. London, Heinemann: i-ix + 1-350.

CRUMP, M. L., 1974. — Reproductive strategies in a tropical anuran community. *Univ. Kansas Mus. nat. Hist. Misc. Publ.*, **61**: 1-68.

CUÉNOT, L. & TÉTRY, A., 1951. — *L'évolution biologique. Les faits, les incertitudes*. Paris, Masson : i-ix + 1-588.

DAGET, J., 1983. — Vers une conception bio-génétique du genre chez les poissons. *Bull. Mus. nain. Hist. nat.*, (4), **5** (A) : 399-406.

DANIELLI, J. F. & DIBERARDINO, M. A., eds., 1979. — Nuclear transplantation. *Int. Rev. Cytol.*, suppl. **9**: i-xv + 1-307.

DARLINGTON, C. D. & MATHER, K., 1949. — *The elements of genetics*. London, Allen & Unwin: 1-446, 1 pl.

DAVIDSON, E. H. & BRITTEN, R. J., 1973. — Organization, transcription, and regulation in the animal genome. *Quart. Rev. Biol.*, **48**: 565-613.

DAVIS, L. I. & WEBSTER, F. S., JR., 1970. — An intergeneric hybrid flycatcher (*Tyrannus* × *Muscivora*). *Condor*, **72**: 37-42.

DE BEAUCHAMP, P., 1965. — Classe des Rotifères. *In*: P.-P. GRASSÉ (réd.), *Traité de Zoologie*, Tome IV, Fascicule 3, Paris, Masson : 1225-1379.

DELARUE, M., 1977 a. — Conséquence de la greffe de cytoplasme hétérospécifique sur la gastrulation chez *Bufo bufo* L. (Amphibien Anoure). *C. r. Acad. Sci.*, (D), **285**: 397-400.

— 1977 b. — Influence de la greffe de cytoplasme hétérospécifique sur la gastrulation chez *Bufo bufo* (Amphibien Anoure). *Mém. Soc. zool. Fr.*, **41**: 191-199.

DEMARLY, Y., 1979. — The concept of linkat. *Proc. Conf. Broadening Genet. Base Crops, Wageningen, 1978*, Wageningen, Pudoc: 257-265.

DIAMOND, J. M., 1983. — Taxonomy by nucleotides. *Nature*, **305**: 17-18.

DIBERARDINO, M. A., 1980. — Genetic stability and modulation of metazoan nuclei transplanted into eggs and oocytes. *Differentiation*, **17**: 17-30.

DICKINSON, W. J., 1980 a. — Tissue specificity of enzyme expression regulated by diffusible factors: evidence in *Drosophila* hybrids. *Science*, **207**: 995-997.

— 1980 b. — Complex cis-acting regulatory genes demonstrated in *Drosophila* hybrids. *Devel. Genet.*, **1**: 229-240.

DICKINSON, W. J., ROWAN, R. G. & BRENNAN, M. D., 1984. — Regulatory gene evolution: adaptive differences in expression of alcohol dehydrogenase in *Drosophila melanogaster* and *Drosophila simulans*. *Heredity*, **52**: 215-225.

DUBOIS, A., 1974 a. — Liste commentée d'Amphibiens récoltés au Népal. *Bull. Mus. nain. Hist. nat.*, (3), **213** (Zool. 143) : 341-411.

— 1974 b. — Polydactylie massive, associée à la clinodactylie, dans une population de *Rana graeca*. Remarques sur la polydactylie faible et la clinodactylie chez *Bufo bufo*. (Amphibiens, Anoures). *Bull. Soc. zool. Fr.*, **99**: 505-521, pl. I-II.

— 1975. — Un nouveau sous-genre (*Paa*) et trois nouvelles espèces du genre *Rana*. Remarques sur la

Source : MNHN, Paris

phylogénie des Ranidés (Amphibiens, Anoures). *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, (3), **324** (Zool. 231) : 1093-1115.

— 1976. — Les Grenouilles du sous-genre *Paa* du Népal (famille Ranidae, genre *Rana*). *Cahiers népalais — Documents*, Paris, C.N.R.S., **6**: i-vi + 1-275.

— 1977 a. — Une mutation dominante déterminant l'apparition de diverses anomalies digitales chez *Rana temporaria* (Amphibiens, Anoures). *Bull. Soc. zool. Fr.*, **102**: 197-213.

— 1977 b. — Les problèmes de l'espèce chez les Amphibiens Anoures. *Mém. Soc. zool. Fr.*, **39**: 161-284.

— 1977 c. — Morphologie et statut systématique de *Rana fansipani* Bourret, 1939 (Amphibiens, Anoures). *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, (3), **480** (Zool. 337) : 981-992.

— 1979 a. — Une espèce nouvelle de *Scutiger* (Amphibiens, Anoures) du nord de la Birmanie. *Rev. suisse Zool.*, **86**: 631-640.

— 1979 b. — Métamérie, tératologie et génétique. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **104**: 325-331.

— 1980 a. — L'influence de l'homme sur la répartition des Amphibiens dans l'Himalaya central et occidental. *C. r. Soc. Biogéogr.*, **55**: 155-178.

— 1980 b. — Notes sur la systématique et la répartition des Amphibiens Anoures de Chine et des régions avoisinantes. IV. Classification générique et subgénérique des Pelobatidae Megophryinae. *Bull. Soc. linn. Lyon*, **49**: 469-482.

— 1981 a. — Hybridation interspécifique et notion de genre en zoologie. *C. r. Acad. Sci.*, (3), **292**: 201-203.

— 1981 b. — Liste des genres et sous-genres nominaux de Ranoidea (Amphibiens Anoures) du monde, avec identification de leurs espèces-types : conséquences nomenclaturales. *Monit. zool. ital.*, (n. s.), **15**, suppl. : 225-284.

— 1981 c. — Quelques réflexions sur la notion de genre en zoologie. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **106**: 503-513.

— 1982 a. — Les notions de genre, sous-genre et groupe d'espèces en zoologie à la lumière de la systématique évolutive. *Monit. zool. ital.*, (n. s.), **16**: 9-65.

— 1982 b. — Interventions à la suite des conférences de C. Petit, L. Thaler et A. Jacquard. *In*: *R. A. Fisher et l'histoire de la génétique des populations, Revue de Synthèse*, (3), **103-104** : 372-373, 397-399, 430-431.

— 1982 c. — Notes sur les Grenouilles vertes (groupe de *Rana* kl. *esculenta* Linné, 1758). I. Introduction. *Alytes*, **1** : 42-49.

— 1983 a. — Hybridation interspécifique, similarité génétique, parenté phylogénétique et classification supraspécifique en zoologie. *Année biol.*, (4), **22** : 37-68.

— 1983 b. — Classification et nomenclature supragénérique des Amphibiens Anoures. *Bull. Soc. linn. Lyon*, **52** : 270-276.

— 1983 c. — Note préliminaire sur le genre *Leptolalax* Dubois, 1980 (Amphibiens, Anoures), avec diagnose d'une espèce nouvelle du Vietnam. *Alytes*, **2** : 163-170.

— 1984 a. — Miscellanea nomenclatorica batrachologica (I). *Alytes*, **3** : 39-43.

— 1984 b. — Miscellanea nomenclatorica batrachologica (II). *Alytes*, **3** : 83-84.

— 1984 c. — Miscellanea nomenclatorica batrachologica (IV). *Alytes*, **3** : 103-110.

— 1984 d. — La nomenclature supragénérique des Amphibiens Anoures. *Mém. Mus. natn. Hist. nat.*, (A), **131** : 1-64.

— 1984 e. — Note préliminaire sur le groupe de *Rana limnocharis* Gravenhorst, 1829 (Amphibiens, Anoures). *Alytes*, **3** : 143-159.

— 1985. — Miscellanea nomenclatorica batrachologica (VII). *Alytes*, **4** : 61-78.

— 1986. — À propos de l'emploi controversé du terme " monophylétique " : nouvelles propositions. *Bull. Soc. linn. Lyon*, **55** : 248-254.

— 1987 a. — Neoteny and associated terms. *Alytes*, **4**: 122-130.

— 1987 b. — Miscellanea taxinomica batrachologica (I). *Alytes*, **5**: 7-95.

— 1988. — Some comments on the genus concept in zoology. *Monit. zool. ital.*, (n.s.), **22**: 27-44.

DUBOIS, A. & GÜNTHER, R., 1982. — Klepton and synklepton: two new evolutionary systematics categories in zoology. *Zool. Jb. Syst.*, **109**: 290-305.

DUBOIS, A. & KHAN, M. S., 1980. — A new species of frog (genus *Rana*, subgenus *Paa*) from northern Pakistan (Amphibia, Anura). *J. Herpet.*, **13**: 403-410.

DUBOIS, A. & MATSUI, M., 1983. — A new species of frog (genus *Rana*, subgenus *Paa*) from Western Nepal (Amphibia: Anura). *Copeia*, **1983**: 895-901.

DUELLMAN, W. E., 1970. — The hylid frogs of Middle America. *Monogr. Mus. nat. Hist. Univ. Kansas*, **1**, vol. 2: 429-753, pl. 1-72.

— 1977. — Nepalese frogs: the subgenus in herpetological classification. *Herpet. Rev.*, **8**: 11-12.

— 1978. — The biology of an equatorial herpetofauna in Amazonian Ecuador. *Univ. Kansas Mus. nat. Hist. misc. Publ.*, **65**: 1-352, pl. 1-4.

— 1979. — The numbers of Amphibians and Reptiles. *Herpet. Rev.*, **10**: 83-84.

DUELLMAN, W. E. & PYLES, R. A., 1983. — Acoustic resource partitioning in Anuran communities. *Copeia*, **1983** : 639-649.

DUNN, E. R., 1943. — Lower categories in herpetology. *Annals New York Acad. Sci.*, **44**: 123-131.

DUPUIS, C., 1979. — Permanence et actualité de la systématique : la " systématique phylogénétique " de W. Hennig (historique, discussion, choix de références). *Cah. Nat., Bull. Nat. paris.*, (n. s.), **34** : 1-69.

Source : MNHN, Paris

— 1984. — Willi Hennig's impact on taxonomic thought. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **15**: 1-24, 1 pl.

EDWARDS, F. W., 1953. — Genera and subgenera. *Syst. Zool.*, **2**: 135.

ELDREDGE, N. & GOULD, S., 1972. — Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism. *In*: T. J. M. SCHOPF (ed.), *Models in paleobiology*, San Francisco, Freeman, Cooper & Co.: 82-115.

ELINSON, R. P., 1974. — A block to cross-fertilization located in the egg jelly of the frog *Rana clamitans*. *J. Embr. exp. Morph.*, **32**: 325-335.

— 1975 a. — Viable Amphibian hybrids produced by circumventing a block to cross-fertilization (*Rana clamitans* ♀ × *Rana catesbeiana* ♂). *J. exp. Zool.*, **192**: 323-329.

— 1975 b. — Fertilization of green frog (*Rana clamitans*) eggs in their native jelly by bullfrog (*Rana catesbeiana*) sperm. *J. exp. Zool.*, **193**: 419-423.

— 1981. — Genetic analysis of developmental arrest in an Amphibian hybrid (*Rana catesbeiana, Rana clamitans*). *Devel. Biol.*, **81**: 167-176.

ENDLER, J. A., 1977. — *Geographic variation, speciation, and clines*. Princeton, Princeton Univ. Press: i-ix + 1-246.

FANKHAUSER, G., 1955. — The role of nucleus and cytoplasm. *In*: B. H. WILLIER, P. A. WEISS & V. HAMBURGER (eds.), *Analysis of development*, Philadelphia & London, Saunders: 126-150.

FARRIS, J. S., 1974. — Formal definitions of paraphyly and polyphyly. *Syst. Zool.*, **23**: 548-554.

— ed., 1979. — The Willi Hennig memorial symposium. *Syst. Zool.*, **28**: 415-519.

FERRIER, V., BEETSCHEN, J.-C. & JAYLET, A., 1971. — Réalisation d'un hybride intergénérique viable entre deux Amphibiens Urodèles européen et asiatique (*Pleurodeles waltlii* ♀ × *Tylototriton verrucosus* ♂, Salamandridae). *C. r. Acad. Sci.*, (D), **272**: 3079-3082, pl. I.

FINDLEY, J. S., 1979. — Comparisons of frogs, humans, and chimpanzees. *Science*, **204**: 434-435.

FISCHER, J.-L., 1981. — L'hybridologie et la zootaxie du siècle des lumières à " L'origine des espèces ". *Revue de Synthèse*, **101-102** : 47-72.

FLOURENS, P., 1845 a. — *Cuvier. Histoire de ses travaux*. Paris, Paulin, seconde édition : i-viii + 1-324.

— 1845 b. — *De l'instinct et de l'intelligence des animaux*. Paris, Paulin, seconde édition : i-viii + 1-207.

— 1856. — *Cours de physiologie comparée. De l'ontologie ou étude des êtres*. Paris, Baillière : i-viii + 1-184.

FOUQUETTE, M. J., Jr. & DELAHOUSSAYE, A. J., 1977. — Sperm morphology in the *Hyla rubra* group (Amphibia, Anura, Hylidae), and its bearing on generic status. *J. Herpet.*, **11**: 387-396.

FROST, D. R., ed., 1985. — *Amphibian species of the world*. Lawrence, Allen Press & Assoc. Syst. Coll.: [i-iv] + i-v + 1-732.

GALLIEN, C. L., 1970. — Recherches sur la greffe nucléaire interspécifique dans le genre *Pleurodeles* (Amphibiens Urodèles). *Ann. Embr. Morph.*, **3** : 145-192.

GALLIEN, L., 1972. — Aspects des relations nucléocytoplasmiques dans l'ontogenèse des Amphibiens. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **97** : 233-263, 1 pl.

GALTON, F., 1894. — Discontinuity in evolution. *Mind*, (n. s.), **3** : 362-372.

GASC, J.-P., 1978. — Relations entre la phylogénie et la classification : évocation des débats actuels entre phénéticiens et cladistes. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **103** : 167-178.

GAUDIN, A. J., 1974. — An osteological analysis of holarctic tree frogs, family Hylidae. *J. Herpet.*, **8**: 141-152.

GÉNERMONT, J., 1980. — Trois conceptions modernes en taxinomie : taxinomie cladistique, taxinomie évolutive, taxinomie phénétique. *Année biol.*, (4), **19** : 19-40.

GÉNERMONT, J. & LAMOTTE, M., 1980. — Le concept biologique de l'espèce dans la zoologie contemporaine. *Mém. Soc. zool. Fr.*, **40** : 427-452.

GHIGI, A., 1936. — Affinità gametica ed affinità sistematica alla luce dell' esperienza. *Riv. Biol.*, **20**: 1-10.

GISIN, H., 1964. — Synthetische Theorie der Systematik. *Z. zool. Syst. Evol.-Forsch.*, **2**: 1-17.

— 1966. — Signification des modalités de l'évolution pour la théorie de la systématique, *Z. zool. Syst. Evol.-Forsch.*, **4** : 1-12.

GOLDSCHMIDT, R., 1940. — *The material basis of evolution*. New Haven, Yale Univ. Press: i-xi + 1-436.

GORHAM, S. W., 1977. — A note regarding the number of vertebrate species and the scheme of the present classification. *J. New Brunswick Mus.*, **1977**: 53-56.

GOULD, S. J., 1966. — Allometry and size in ontogeny and phylogeny. *Biol. Rev.*, **41**: 587-640.

— 1977. — *Ontogeny and phylogeny*. Cambridge, Mass., Belknap Press: i-xvi + 1-501.

— 1980. — Is a new and general theory of evolution emerging? *Paleobiology*, 6: 119-130.

— 1982. — Darwinism and the expansion of evolutionary theory. *Science*, **216**: 380-387.

GOULD, S. J. & ELDREDGE, N., 1977. — Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered. *Paleobiology*, **3**: 115-151.

GOULD, S. J. & LEWONTIN, R. C., 1979. — The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme. *Proc. roy. Soc. Lond.*, (B), **205**: 581-598.

GRANDISON, A. G. C., 1978. — The occurrence of *Nectophrynoides* (Anura Bufonidae) in Ethiopia. A

Source : MNHN, Paris

new concept of the genus with a description of a new species. *Monit. zool. ital.*, (n. s.), **11**, suppl.: 119-172.

GRANT, V., 1963. — *The origin of adaptations*. New York, Columbia Univ. Press: 1-606.

GRAY, A. P., 1958. — *Bird hybrids. A check-list with bibliography*. Bucks, Commonwealth Agricultural Bureaux: i-x + 1-390.

— 1972. — *Mammalian hybrids. A check-list with bibliography*. Bucks, Commonwealth Agricultural Bureaux: i-x + 1-262, 1 pl.

GREENMAN, J. M., 1940. — Genera from the standpoint of morphology. *Bull. Torrey bot. Club*, **67**: 371-374.

GÜNTHER, R., 1983. — Zur Populationsgenetik der mitteleuropäischen Wasserfrösche des *Rana esculenta*-Synkleptons (Anura, Ranidae). *Zool. Anz.*, **211**: 43-54.

GUTTMAN, S. I., 1985. — Biochemical studies of anuran evolution. *Copeia*, **1985**: 292-309.

HAECKEL, E., 1868. — *Natürliche Schöpfungsgeschichte*. Berlin, Reimer: i-xvi + 1-568, front. + pl. I-VIII + pp. 204 b-c.

HAFNER, M. S., REMSEN, J. V., Jr. & LANYON, S. M., 1984. — Bird versus mammal morphological diversity. *Evolution*, **38**: 1154-1156.

HALDANE, J. B. S., 1922. — Sex-ratio and unisexual sterility in hybrid animals. *J. Genet.*, **12**: 101-109.

HENNIG, W., 1936. — Beziehungen zwischen geographischer Verbreitung und systematischer Gliederung bei einigen Dipterenfamilien: ein Beitrag zum Problem der Gliederung systematischer Kategorien höherer Ordnung. *Zool. Anz.*, **116**: 161-175.

— 1950. — *Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik*. Berlin, Deutscher Zentralverlag: 1-370.

— 1966. — *Phylogenetic systematics*. Urbana, Chicago & London, Univ. Illinois Press: i-vii + 1-263.

HEYER, W. R., 1973. — Ecological interactions of frog larvae at a seasonal tropical location in Thailand. *J. Herpet.*, **7**: 337-361.

— 1974. — Niche measurements of frog larvae from a seasonal tropical location in Thailand. *Ecology*, **55**: 651-656.

— 1976. — Studies in larval amphibian habitat partitioning. *Smithsonian Contrib. Zool.*, **242**: i-iii + 1-27.

— 1979. — Annual variation in larval amphibian populations within a temperate pond. *J. Wash. Acad. Sci.*, **69**: 65-74.

HOYER, B. H., MCCARTHY, B. J. & BOLTON, E. T., 1964. — A molecular approach in the systematics of higher organisms. *Science*, **144**: 959-967.

HUBBS, C. L., 1943. — Criteria for subspecies, species and genera, as determined by researches on fishes. *Annals New York Acad. Sci.*, **44**: 109-121.

— 1955. — Hybridization between fish species in nature. *Syst. Zool.*, **4**: 1-20.

HUBBS, C., 1970. — Teleost hybridization studies. *Proc. Calif. Acad. Sci.*, (4), **38**: 289-297.

HUBBS, C. & DREWRY, G. E., 1960. — Survival of F1 hybrids between cyprinodont fishes, with a discussion of the correlation between hybridization and phylogenetic relationship. *Publ. Inst. mar. Sci.*, **6**: 81-91.

HUXLEY, J. S., 1958. — Evolutionary processes and taxonomy with special reference to grades. *Uppsala Univ. Arsskr.*, **6**: 21-39.

ILLIES, J., 1970. — Die Gattung als ökologische Grundeinheit. *Faun.-ökol. Mitt. Kiel.*, **3**: 369-372.

INGER, R. F., 1954. — Systematics and zoogeography of Philippine Amphibia. *Fieldiana: Zool.*, **33**: 183-531.

— 1958. — Comments on the definition of genera. *Evolution*, **12**: 370-384.

— 1966. — The systematics and zoogeography of the Amphibia of Borneo. *Fieldiana: Zool.*, **52**: 1-402.

INGER, R. F. & COLWELL, R. K., 1977. — Organization of contiguous communities of Amphibians and Reptiles in Thailand. *Ecol. Monogr.*, **47**: 229-253.

JACOB, F., 1970. — *La logique du vivant. Une histoire de l'hérédité*. Paris, Gallimard : 1-354.

JACOB, F. & MONOD, J., 1961. — Genetic regulatory mechanisms in the synthesis of proteins. *J. mol. Biol.*, **3**: 318-356.

JAMES, M. T., 1953. — An objective aid in determining generic limits. *Syst. Zool.*, **3**: 136-137.

JOHNSGARD, P. A., 1960. — Hybridization in the Anatidae and its taxonomic implications. *Condor*, **62**: 25-33.

— 1970. — A summary of intergeneric New World quail hybrids, and a new intergeneric hybrid combination. *Condor*, **72**: 85-88.

JOLICOEUR, P. & MOSIMANN, J. E., 1960. — Size and shape variation in the painted turtle, a principal component analysis. *Growth*, **24**: 339-354.

KERR, M. G., 1968. — Immunological rejection as a cause of abortion. *J. Reprod. Fert.*, suppl. **3**: 49-55.

KESSLER, L. G. & AVISE, J. C., 1985. — A comparative description of mitochondrial DNA differentiation in selected avian and other vertebrate genera. *Mol. Biol. Evol.*, **2**: 109-125.

KING, M.-C. & WILSON, A. C., 1975. — Evolution at two levels in humans and chimpanzees. *Science*, **188**: 107-116.

KINSEY, A. C., 1936. — The origin of higher categories in *Cynips*. *Indiana Univ. Publ., Bloomington, Sci. Ser.*, **4**: 1-334.

KIRIAKOFF, S. G., 1954. — Chorologie et systématique phylogénétique. *Bull. & Ann. Soc. roy. Ent. Belg.*, **90** : 185-198.

— 1965. — La vicariance géographique et la taxonomie. *C. r. Soc. Biogéogr.*, **41** : 103-115.

KLUGE, A. G., 1966. — A new pelobatine frog from

Source : MNHN, Paris

the Lower Miocene of South Dakota with a discussion of the evolution of the *Scaphiopus-Spea* complex. *Los Angeles County Mus. Contrib. Sci.*, **113**: 1-26.

KURAMOTO, M., WANG, C.-S. & YÜ, H.-T., 1984. — Breeding, larval morphology and experimental hybridization of Taiwanese brown frogs, *Rana longicrus* and *R. sauteri*. *J. Herpet.*, **18**: 387-395.

LAMOTTE, M. & LESCURE, J., 1977. — Tendances adaptatives à l'affranchissement du milieu aquatique chez les Amphibiens Anoures. *La Terre et la Vie*, **31** : 225-311.

LAMOTTE, M. & XAVIER, F., 1972. — Les Amphibiens Anoures à développement direct d'Afrique. Observations sur la biologie de *Nectophrynoides tornieri* (ROUX). *Bull. Soc. zool. Fr.*, **97** : 413-428.

LANDE, R., 1979. — Quantitative genetic analysis of multivariate evolution, applied to brain: body size allometry. *Evolution*, **33**: 402-416.

— 1980. — Genetic variation and phenotypic evolution during allopatric speciation. *Amer. Nat.*, **116**: 463-479.

LANDRES, P. B. & MACMAHON, J. A., 1980. — Guilds and community organization: analysis of an oak woodland avifauna in Sonora, Mexico. *The Auk*, **97**: 351-365.

LANZA, B., CEI, J. M. & CRESPO, E. G., 1976. — Further immunological evidence for the validity of the family Bombinidae (Amphibia Salientia). *Monit. zool. ital.*, (n. s.), **10**: 311-314.

LARSON, A., PRAGER, E. M. & WILSON, A. C., 1984. — Chromosomal evolution, speciation and morphological change in vertebrates: the role of social behaviour. *Chromosomes today*, **8**: 215-228.

LAURENT, R. F., 1953. — Une méthode pour la recherche des meilleurs caractères taxonomiques fournis par les proportions. *Ann. Soc. roy. zool. Belg.*, **84** : 271-282.

— 1956. — Notes herpétologiques africaines. 1. *Revue Zool. Bot. afr.*, **53** : 229-256.

— 1964. — Reptiles et Amphibiens de l'Angola. (Troisième contribution). *Publ. Cult. Comp. Diam. Angola*, **67** : 11-165.

— 1967. — Un método para la determinación de los mejores caracteres de proporción. *Acta zool. lilloana*, **23** : 97-109, pl. **I-IV**.

— 1972. — *Exploration du Parc National des Virunga* (2e série). Fascicule 22, Amphibiens : 1-125, pl. **I-XI**.

— 1973. — The natural classification of the Arthroleptinae (Amphibia, Hyperoliidae). *Revue Zool. Bot. afr.*, **87**: 666-678.

— 1981. — Phénogrammes d'Anoures basés sur la morphométrie. *Monit. zool. ital.*, (n. s.), 15, suppl.: 1-22.

LEMEN, C. A. & FREEMAN, P. W., 1984. — The genus: a macroevolutionary problem. *Evolution*, **38**: 1219-1237.

LEWIS, H., 1962. — Catastrophic selection as a factor in speciation. *Evolution*, **16**: 257-271.

LEWONTIN, R. C., 1965. — Comment. *In*: H. G. BAKER & G. L. STEBBINS (eds.), *The genetics of colonizing species*, New York, Academic Press: 481-484.

— 1974. — *The genetic basis of evolutionary change*. New York, Columbia Univ. Press: i-xv + 1-346.

LINNÉ, C. VON, 1751. — *Philosophica Botanica in qua explicantur Fundamenta Botanica cum Definitionibus partium, Exemplis terminorum, Observationibus rariorum, adjectis Figuris aeneis*. Stockholmiae & Amstelodami, G. Kiesewetter & Z. Chatelain: i-ii + 1-362, pl. I-IX.

LITTLEJOHN, M. J., 1969. — The systematic significance of isolating mechanisms. *In*: *Systematic Biology, Proceedings of an international Conference*, Washington, National Academy of Sciences: 459-482.

LOTSY, J. P., 1918. — La quintessence de la théorie du croisement. *Arch. néerl. Sci. exact. nat.*, (3b), **3** : 351-353.

LUCOTTE, G. & DUBOUCH, P., 1980. — Étude électrophorétique de l'hybride expérimental entre *Papio anubis* et *P. cynocephalus*. *Biochem. Syst. Ecol.*, **8** : 323-327.

LYNCH, J. D., 1970. — Systematic status of the American leptodactylid frog genera *Engystomops*, *Eupemphix*, and *Physalaemus*. *Copeia*, **1970**: 488-496.

— 1971. — Evolutionary relationships, osteology, and zoogeography of leptodactyloid frogs. *Univ. Kansas Mus. nat. Hist. misc. Publ.*, **53**: 1-238.

LYNCH, J. F. & AMES, P. L., 1970. — A new hybrid hummingbird, *Archilochus alexandri* × *Selasphorus sasin*. *Condor*, **72**: 209-212.

MACINTYRE, R. J., 1982. — Regulatory genes and adaptation. Past, present, and future. *Evol. Biol.*, **15**: 247-285.

MANDELBROT, B., 1956. — La distribution de Willis-Yule, relative aux nombres d'espèces dans les genres biologiques. *C. r. Acad. Sci.*, **242** : 2223-2226.

MARTIN, A. A. & WATSON, G. F., 1971. — Life history as an aid to generic delimitation in the family Hylidae. *Copeia*, **1971**: 78-89.

MARTIN, P. G. & HAYMAN, D. L., 1965. — A quantitative method for comparing the karyotypes of related species. *Evolution*, **19**: 157-161.

MARTIN, R. F. & SELANDER, R. K., 1975. — Morphological and biochemical evidence of hybridization between cave and barn swallows. *Condor*, **77**: 362-364.

MARUYAMA, T., 1977. — Digital variation in the hind legs of the salamander *Hynobius lichenatus*. *Japan J. Herpet.*, **7**: 10-14.

MAXSON, L. R., 1976. — The phylogenetic status of phyllomedusine frogs (Hylidae) as evidenced from immunological studies of their serum albumins. *Experientia*, **32**: 1149-1150.

Source : MNHN, Paris

— 1977. — Immunological detection of convergent evolution in the frog *Anotheca spinosa* (Hylidae). *Syst. Zool.*, **26**: 72-76.

MAXSON, L. R., SARICH, V. M. & WILSON, A. C., 1973. — Genetic distance and hybridization potential. *Genetics*, 74, suppl.: S 176.

MAXSON, L. R. & WILSON, A. C., 1974. — Convergent morphological evolution detected by studying proteins of tree frogs in the *Hyla eximia* species group. *Science*, **185**: 66-68.

— 1975. — Albumin evolution and organismal evolution in tree frogs (Hylidae). *Syst. Zool.*, **24**: 1-15.

MAYR, E., 1942. — *Systematics and the origin of species from the viewpoint of a zoologist*. New York, Columbia Univ. Press: i-xiv + 1-334.

— 1943. — Criteria of subspecies, species and genera in ornithology. *Annals New York Acad. Sci.*, **44**: 133-139.

— 1954. — Change of genetic environment and evolution. *In*: J. HUXLEY, A. C. HARDY & E. B. FORD (eds.), *Evolution as a process*, London, Allen & Unwin: 157-180.

— 1963. — *Animal species and evolution*. Cambridge, Mass., Belknap Press of Harvard Univ. Press: i-xiv + 1-797.

— 1965. — Classification, identification and sequence of genera and species. *L'Oiseau et la Revue fr. Ornith.*, **35**, n° special: 90-95.

— 1969. — *Principles of systematic zoology*. New York, McGraw-Hill: i-xiii + 1-428.

— 1970. — *Populations, species, and evolution*. Cambridge, Mass., Belknap Press of Harvard Univ. Press: i-xvii + 1-453.

— 1974 a. — *Populations, espèces et évolution*. Paris, Hermann : i-xxii + 1-496.

— 1974 b. — Cladistic analysis or cladistic classification? *Z. zool. Syst. Evol.-Forsch.*, **12**: 94-128.

— 1975. — The unity of the genotype. *Biol. Zbl.*, **94**: 377-388.

— 1978. — (Analyse de WHITE, 1978). *Syst. Zool.*, **27** : 478-482.

— 1981. — Biological classification: toward a synthesis of opposing methodologies. *Science*, **214**: 510-516.

— 1982 a. — *The growth of biological thought. Diversity, evolution, and inheritance*. Cambridge, Mass. & London, Belknap Press of Harvard Univ. Press: i-xiii + 1-974.

— 1982 b. — Speciation and macroevolution. *Evolution*, **36**: 1119-1132.

— 1982 c. — Processes of speciation in animals. *In*: BARIGOZZI (1982): 1-19.

MAYR, E., LINSLEY, E. G. & USINGER, R. L., 1953. — *Methods and principles of systematic zoology*. New York, McGraw Hill: i-ix + 1-336.

MAYR, E. & SHORT, L. L., 1970. — Species taxa of North American birds. A contribution to comparative systematics. *Publ. Nuttall Ornith. Club*, **9**: 1-127.

MCALLISTER, D. E. & COAD, B. W., 1978. — A test between relationships based on phenetic and cladistic taxonomic methods. *Canad. J. Zool.*, **56**: 2198-2210.

MECHAM, J. S., 1961. — Isolating mechanisms in Anuran Amphibians. *In*: W. F. BLAIR (ed.), *Vertebrate speciation*, Austin, University of Texas Press: 24-61.

MEDAWAR, P. B., 1953. — Some immunological and endocrinological problems raised by the evolution of viviparity in Vertebrates. *In*: *Evolution, Symposia of the Society for Experimental Biology*, Cambridge, Univ. Press: 7: 320-338.

MERTENS, R., 1950. — Über Reptilienbastarde. *Senckenbergiana*, **31**: 127-144, pl. 1-3.

— 1956. — Über Reptilienbastarde, II. *Senckenbergiana biol.*, **37**: 383-394.

— 1964. — Über Reptilienbastarde, III. *Senckenbergiana biol.*, **45**: 33-49.

— 1968. — Über Reptilienbastarde, IV. *Senckenbergiana biol.*, **49**: 1-12.

— 1972. — Über Reptilienbastarde, V. *Senckenbergiana biol.*, **53**: 1-19.

METCALF, M. M., 1915. — Genus and subgenus. *Science*, **42**: 796-797.

MICHENER, C. D., 1957. — Some bases for higher categories in classification. *Syst. Zool.*, **6**: 160-173.

MILSTEIN, P. LE S., 1979. — The evolutionary significance of wild hybridization in South African highveld ducks. *The Ostrich*, suppl. **13**: 1-48.

MOENKHAUS, W. J., 1910. — Cross fertilization among fishes. *Proc. Indiana Acad. Sci.*, **1910**: 353-393.

MONTALENTI, G., 1938. — L'ibridazione interspecifica degli Anfibi Anuri. *Archivio zoologico*, suppl. au vol. **25**, vol. 4: 157-213.

MOORE, I., 1976. — Splitting well defined genera and the use of cryptic characters for delimiting genera. *Syst. Zool.*, **25**: 81.

MOORE, J. A., 1955. — Abnormal combinations of nuclear and cytoplasmic systems in frogs and toads. *Adv. Genet.*, **7**: 139-182.

— 1967. — Diploid and haploid hybridization of different populations of the *Rana pipiens* complex. II. Experiments with females from Oklahoma. *J. exp. Zool.*, **165**: 461-474.

NEI, M., 1972. — Genetic distance between populations. *Amer. Nat.*, **106**: 283-292.

NELSON, J. S., 1984. — *Fishes of the world*. Deuxième édition. New York, Wiley: i-xvii + 1-523.

NOBLE, G. K., 1924. — Contributions to the herpetology of the Belgian Congo based on the collection of the American Museum Congo Expedition, 1909-1915. Part III. Amphibia. *Bull. Amer. Mus. nat. Hist.*, **49**: 147-347, pl. XXIII-XLII.

NUSSBAUM, R. A. & BRODIE, E. D., Jr., 1982. — Partitioning of the salamandrid genus *Tylototriton*

Source : MNHN, Paris

Anderson (Amphibia: Caudata) with a description of a new genus. *Herpetologica*, **38**: 320-332.

OLIVER, C. G., 1979. — Genetic differentiation and hybrid viability within and between some Lepidoptera species. *Amer. Nat.*, **114**: 681-694.

ORTEGA, A., MAURY, M. E. & BARBAULT, R., 1982. — Spatial organization and habitat partitioning in a mountain lizard community of Mexico. *Acta oecol., Oecol. gener.*, **3**: 323-330.

OUWENEEL, W. J., 1976. — Developmental genetics of homoeosis. *Adv. Genet.*, **18**: 179-248.

PACLT, J., 1957. — A protest against the atomizing of genera, with special reference to the Hepialidae (Lepidoptera). *Syst. Zool.*, **6**: 51-52.

PARKER, H. R., PHILIPP, D. P. & WHITT, G. S., 1985 a. — Gene regulatory divergence among species estimated by altered developmental patterns in interspecific hybrids. *Mol. Biol. Evol.*, **2**: 217-250.

— 1985 b. — Relative developmental success of interspecific *Lepomis* hybrids as an estimate of gene regulatory divergence between species. *J. exp. Zool.*, **233**: 451-466.

PARKES, K. C., 1961. — Intergeneric hybrids in the family Pipridae. *Condor*, **63**: 345-350.

PASDAR, M., PHILIPP, D. P., MOHAMMAD, W. A. & WHITT, G. S., 1984. — Differences in tissue expressions of enzyme activities in interspecific sunfish (Centrarchidae) hybrids and their backcross progeny. *Biochem. Genet.*, **22**: 931-956.

PASDAR, M., PHILIPP, D. P. & WHITT, G. S., 1984. — Enzyme activities and growth rates in two sunfish species and their hybrids. *J. Hered.*, **75**: 453-456.

PASTEUR, G., 1964. — Recherches sur l'évolution des Lygodactyles, lézards afro-malgaches actuels. *Trav. Inst. sci. chérif. (Zool.)*, **29** : 1-132, pl. I-XII, 1 carte h.-t.

— 1977. — Quelques commentaires à propos de l'espèce chez les Lygodactyles. *Mém. Soc. zool. Fr.*, **39** : 335-358.

— 1982. — Speciation and transspecific evolution. *In*: BARIGOZZI (1982): 511-538.

— 1985 a. — Les paramètres statistiques communément utilisés dans l'exploitation des résultats de l'électrophorèse des protéines et leur avenir en systématique. *Mém. Soc. zool. Fr.*, 141-180.

— 1985 b. — Communication personnelle (*verbo*, 15 octobre 1985).

PASTEUR, G. & PASTEUR, N., 1980. — Les critères biochimiques et l'espèce animale. *Mém. Soc. zool. Fr.*, **40** : 99-150.

PATTON, J. L. & SHERWOOD, S. W., 1983. — Chromosome evolution and speciation in rodents. *Annual Rev. Ecol. Syst.*, **14**: 139-158.

PÉPIN, H., MOREAU, G., MARAZZATO, S. & GÉRY, J., 1970. — Biométrie d'un hybride naturel de poissons Cyprinidae, la brème de Buggenhagen. *Ann. Hydrobiol.*, **1** : 43-54.

PETIT, C., 1976. — Génétique des populations et évolution. *In*: PETIT & ZUCKERKANDL (1976) : 1-195.

PETIT, C. & ZUCKERKANDL, E., 1976. — *Evolution*. Paris, Hermann : i-xviii + 1-278.

PHILIPP, D. P., CHILDERS, W. F. & WHITT, G. S., 1979. — Evolution of patterns of differential gene expression: a comparison of the temporal and spatial patterns of isozyme locus expression in two closely related fish species (northern largemouth bass, *Micropterus salmoides salmoides*, and smallmouth bass, *Micropterus dolomieui*). *J. exp. Zool.*, **210**: 473-487.

PHILIPP, D. P., PARKER, H. R. & WHITT, G. S., 1983. — Evolution of gene regulation: isozymic analysis of patterns of gene expression during hybrid fish development. *In*: M. C. RATTAZZI, J. G. SCANDALIOS & G. S. WHITT (eds.), *Isozymes: current topics in biological and medical research*, New York, Liss, **10**: 193-237.

PIA, J., 1920. — Zur Kritik des Gattungsbegriffes. *Verh. zool.-bot. Ges. Wien*, **70**: 145-152.

PLATEAUX, L., 1981. — Critère mixiologique et notion de genre. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **106** : 513-520.

PLATNICK, N. I., 1977. — Paraphyletic and polyphyletic groups. *Syst. Zool.*, **26**: 195-200.

POWELL, J. R., 1978. — The founder-flush speciation theory: an experimental approach. *Evolution*, **32**: 465-474.

POYNTON, J. C., 1964. — The Amphibia of Southern Africa: a faunal study. *Ann. Natal Mus.*, **17**: 1-334.

— 1976. — Classification and the Arthroleptinae (Amphibia). *Rev. Zool. afr.*, **90**: 215-220.

PRAGER, E. M., BRUSH, A. H., NOLAN, R. A., NAKANISHI, M. & WILSON, A. C., 1974. — Slow evolution of transferrin and albumin in birds according to micro-complement fixation analysis. *J. mol. Evol.*, **3**: 243-262.

PRAGER, E. M. & WILSON, A. C., 1975. — Slow evolutionary loss of the potential for interspecific hybridization in birds: a manifestation of slow regulatory evolution. *Proc. nat. Acad. Sci. U.S.A.*, **72**: 200-204.

PREVOSTI, A., OCAÑA, J. & ALONSO, G., 1975. — Distances between populations of *Drosophila subobscura*, based on chromosome arrangement frequencies. *Theor. appl. Genet.*, **45**: 231-241.

RAFF, R. A. & KAUFMAN, T. C., 1983. — *Embryos, genes, and evolution. The developmental-genetic basis of evolutionary change*. New York & London, Macmillan: i-xiii + 1-395.

RALIN, D. B., 1970. — *Genetic compatibility and a phylogeny of the temperate North American hylid fauna*. Thèse, Austin: i-v + 1-117.

RENSCH, B., 1959. — *Evolution above the species level*. London, Methuen: i-xvii + 1-419.

RIPLEY, S. D., 1945. — Suggested terms for the interpretation of speciation phenomena. *J. Wash. Acad. Sci.*, **35**: 337-341.

Source : MNHN, Paris

ROGERS, J. S., 1972. — Measures of genetic similarity and genetic distance. *Stud. Genet.*, **7**: 145-153.

ROSE, M. R. & DOOLITTLE, W. F., 1983. — Molecular biological mechanisms of speciation. *Science*, **220**: 157-162.

ROSEN, D. E. & BAILEY, R. M., 1963. — The poeciliid fishes (Cyprinodontiformes), their structure, zoogeography and systematics. *Bull. Amer. Mus. nat. Hist.*, **126**: 1-176.

ROSS, H. H., 1975. — *Biological systematics*. Reading, Addison-Wesley: 1-345.

ROSTAND, J., 1933. — Sur l'hybridation du crapaud et de la grenouille rousse. *C. r. Soc. Biol.*, **112** : 1042-1043.

ROWELL, A. J., 1970. — The contribution of numerical taxonomy to the genus concept. *In*: E. L. YOCHELSON (ed.), *Proc. N. Amer. paleontol. Convention, Chicago 1969*, Lawrence, 1, pt. C: 264-293.

RUFFIÉ, J., 1982. — *Traité du vivant*. Paris, Fayard : 1-795.

SAVAGE, J. M., 1958. — The iguanid lizard genera *Urosaurus* and *Uta*, with remarks on related groups. *Zoologica*, **43**: 41-54.

SCHAEFER, C. W., 1976. — The reality of the higher taxonomic categories. *Z. zool. Syst. Evol.-Forsch.*, **14**: 1-10.

SCHENCK, H. G., 1937. — The subgenus as a taxonomic category. *Proc. geol. Soc. Amer.*, 1936 (1937): 398.

SCHULTZ, R. J., 1977. — Evolution and ecology of unisexual fishes. *Evol. Biol.*, **10**: 277-331.

SCOTT, N. J., Jr., ed., 1982. — Herpetological communities. *Wildlife Research Report*, Washington, United States Department of the Interior, Fish and Wildlife Service, **13**: i-v + 1-239.

SCUDDER, G. G. E., 1974. — Species concepts and speciation. *Canad. J. Zool.*, **52**: 1121-1134.

SENE, F. M. & CARSON, H. L., 1977. — Genetic variation in Hawaiian *Drosophila*. IV. Close allozymic similarity between *D. silvestris* and *D. heteroneura* from the Island of Hawaii. *Genetics*, **86**: 187-198.

SEROV, O. L., ZAKIJAN, S. M. & KULICHKOV, V. A., 1978 a. — Allelic expression in intergeneric fox hybrids (*Alopex lagopus* × *Vulpes vulpes*). III. Regulation of the expression of the parental alleles at the *Gpd* locus linked to the X chromosome. *Biochem. Genet.*, **16**: 145-157.

— 1978 b. — Analysis of mechanisms regulating the expression of parental alleles at the *Gpd* locus in mule erythrocytes. *Biochem. Genet.*, **16**: 379-386.

SHERFF, E. E., 1940. — The delimitations of genera from the conservative point of view. *Bull. Torrey bot. Club*, **67**: 375-380.

SHORT, L. L., 1969. — Taxonomic aspects of avian hybridization. *The Auk*, **86**: 84-105.

SIBLEY, C. G., 1957. — The evolutionary and taxonomic significance of sexual dimorphism and hybridization in birds. *Condor*, **59**: 166-191.

— 1962. — The comparative morphology of protein molecules as data for classification. *Syst. Zool.*, **11**: 108-118.

— 1965. — Molecular systematics: new techniques applied to old problems. *L'Oiseau et la Revue fr. Ornith.*, **35**, n° spécial: 112-124.

SIBLEY, C. G. & AHLQUIST, J. E., 1982. — The relationships of the yellow-breasted chat (*Icteria virens*) and the alleged slowdown in the rate of macromolecular evolution in birds. *Postilla*, **187**: 1-19.

SIMPSON, G. G., 1937. — Supra-specific variation in nature and in classification. *Amer. Nat.*, **71**: 236-267.

— 1943. — Criteria for genera, species, and subspecies in zoology and paleozoology. *Annals New York Acad. Sci.*, **44**: 145-178.

— 1944. — *Tempo and mode in evolution*. New York, Columbia Univ. Press: i-xviii + 1-237.

— 1945. — The principles of classification and a classification of mammals. *Bull. Amer. Mus. nat. Hist.*, **85**: i-xvi + 1-350.

— 1951. — The species concept. *Evolution*, **5**: 285-298.

— 1953. — *The major features of evolution*. New York, Columbia Univ. Press: i-xx + 1-434.

— 1961. — *Principles of animal taxonomy*. New York, Columbia Univ. Press: i-xii + 1-247.

— 1962. — Primate taxonomy and recent studies of nonhuman primates. *Annals New York Acad. Sci.*, **102**: 497-514.

SMITH, H. M. & LIST, J. C., 1951. — The occurrence of digital pads as an anomaly in the bullfrog. *Turtox News*, **29**: 118-119.

SNEATH, P. H. A., 1962. — The construction of taxonomic groups. *In: Microbial classification, Symposia Soc. Gen. Microbiol.*, Cambridge Univ. Press, **12**: 289-332.

SNEATH, P. H. A. & SOKAL, R. R., 1973. — *Numerical taxonomy*. San Francisco, Freeman: i-xv + 1-573.

STANLEY, S. M., 1979. — *Macroevolution. Pattern and process*. San Francisco, Freeman: i-xi + 1-332.

STEBBINS, G. L., 1958. — The inviability, weakness, and sterility of interspecific hybrids. *Adv. Genet.*, **9**: 147-215.

STEBBINS, G. L. & AYALA, F. J., 1981. — Is a new evolutionary synthesis necessary? *Science*, **213**: 967-971.

STOYAN, D., STOYAN, H. & FIKSEL, T., 1983. — Modelling the evolution of the number of genera in animal groups (Yule's problem revisited). *Biometr. J.*, **25**: 443-451.

STURTEVANT, A. H., 1979. — A new species closely resembling *Drosophila melanogaster*. *Psyche*, **26**: 153-155.

— 1920. — Genetic studies on *Drosophila simulans*.

Source : MNHN, Paris

I. Introduction. Hybrids with *Drosophila melanogaster*. *Genetics*, **5**: 488-500.

SUBTELNY, S., 1974. — Nucleocytoplasmic interactions in development of Amphibian hybrids. *Int. Rev. Cytol.*, **39**: 35-88.

SUCHETET, A., 1897. — *Des hybrides à l'état sauvage. Règne animal.* Tome premier. *Classe des Oiseaux.* Paris, Baillière : i-clii + 1-1002.

TAKAMURA, T. & WATANABE, T. K., 1980. — Further studies on the Lethal hybrid rescue (*Lhr*) gene of *Drosophila simulans*. *Japan J. Genet.*, **55**: 405-408.

TEMPLETON, A. R., 1979. — The unit of selection in *Drosophila mercatorum*. II. Genetic revolution and the origin of coadapted genomes in parthenogenetic strains. *Genetics*, **92**: 1265-1282.

— 1980 a. — The theory of speciation *via* the founder principle. *Genetics*, **94**: 1011-1038.

— 1980 b. — Modes of speciation and inferences based on genetic distances. *Evolution*, **34**: 719-729.

— 1981. — Mechanisms of speciation — a population genetic approach. *Annual Rev. Ecol. Syst.*, **12**: 23-48.

— 1982. — Genetic architectures of speciation. *In*: BARIGOZZI (1982): 105-121.

THALER, L., 1982. — La génètique des populations dans la théorie moderne de l'évolution. *Revue de Synthèse*, **103-104** : 381-403.

THORN, R., 1969. — *Les salamandres d'Europe, d'Asie et d'Afrique-du-Nord.* Paris, Lechevalier : i-iv + 1-376, 11 cartes h.-t., pl. I-XVI.

TORTONESE, E., 1962. — Genera and subgenera in classification and nomenclature. *In*: *Verh. XI. Internat. Kongr. Entom., Wien, 17-25 August 1960*, Wien, Band **3**: 339-343.

TURESSON, G., 1922. — The genotypical response of the plant species to the habitat. *Hereditas*, **3**: 211-350.

TWITTY, V. C., 1961. — Second-generation hybrids of the species of *Taricha*. *Proc. natn. Acad. Sci. U.S.A.*, **47**: 1461-1486.

— 1964. — Fertility of *Taricha* species-hybrids and viability of their offspring. *Proc. natn. Acad. Sci. U.S.A.*, **51**: 156-161.

— 1966. — *Of scientists and salamanders*. San Francisco, Freeman: 1-178.

VAN GELDER, R. G., 1977. — Mammalian hybrids and generic limits. *Amer. Mus. Novit.*, **2635**: 1-25.

— 1978. — A review of canid classification. *Amer. Mus. Novit.*, **2646**: 1-10.

VAN VALEN, L., 1973. — Are categories in different phyla comparable? *Taxon*, **22**: 333-373.

VIOT, C.-R., 1985. — *Étude de génétique d'Oiseaux subantarctiques et antarctiques utilisant l'électrophorèse des protéines*. Thèse, Montpellier : i-viii + 1-209.

VOOUS, K. H., 1964. — Het genusbegrip in de zoölogie in theorie en praktijk. *Vakblad voor Biologen*, **44**: 139-149.

WAKE, D. B., 1982 a. — Functional and developmental constraints and opportunities in the evolution of feeding systems in Urodeles. *In*: D. MOSSAKOWSKI & G. ROTH (eds.), *Environmental adaptation and evolution*, Stuttgart & New York, G. Fischer: 51-66.

— 1982 b. — Functional and evolutionary morphology. *Persp. Biol. Med.*, **25**: 603-620.

WAKE, D. B., ROTH, G. & WAKE, M. H., 1983. — On the problem of stasis in organismal evolution. *J. theor. Biol.*, **101**: 211-224.

WAKE, M. H., 1980. — The reproductive biology of *Nectophrynoides malcolmi* (Amphibia: Bufonidae), with comments on the evolution of reproductive modes in the genus *Nectophrynoides*. *Copeia*, **1980**: 193-209.

WALKER, P. M. B., 1979. — Genes and non-coding DNA sequences. *Ciba Found. Symp.*, **66**: 25-45.

WALLACE, B., 1978. — The adaptation of *Drosophila virilis* to life on an artificial crab. *Amer. Nat.*, **112**: 971-973.

WALLACE, D. G., KING, M.-C. & WILSON, A. C., 1973. — Albumin differences among ranid frogs: taxonomic and phylogenetic implications. *Syst. Zool.*, **22**: 1-13.

WALLACE, D. G., MAXSON, L. R. & WILSON, A. C., 1971. — Albumin evolution in frogs: a test of the evolutionary clock hypothesis. *Proc. natn. Acad. Sci. U.S.A.*, **68**: 3127-3129.

WASSERMAN, M., 1968. — Recombination induced chromosomal heterosis. *Genetics*, **58**: 125-139.

WATANABE, T. K., 1979. — A gene that rescues the lethal hybrids between *Drosophila melanogaster* and *D. simulans*. *Japan J. Genet.*, **54**: 325-331.

WATSON, G. F. & MARTIN, A. A., 1968. — Postmating isolation in the *Hyla ewingi* complex (Anura: Hylidae). *Evolution*, **22**: 664-666.

WHITE, M. J. D., 1978. — *Modes of speciation*. San Francisco, Freeman: i-viii + 1-455.

— 1982. — Rectangularity, speciation, and chromosome architecture. *In*: BARIGOZZI (1982): 75-103.

WHITT, G. S., 1985. — Communication personnelle (lettre du 17 septembre 1985).

WHITT, G. S., CHILDERS, W. F. & CHO, P. L., 1973. — Allelic expression at enzyme loci in an intertribal hybrid sunfish. *J. Hered.*, 64: 54-61.

WHITT, G. S., PHILIPP, D. P. & CHILDERS, W. F., 1977. — Aberrant gene expression during the development of hybrid sunfishes (Perciformes, Teleostei). *Differentiation*, **9**: 97-109.

WILEY, E. O., 1979. — An annotated Linnean hierarchy, with comments on natural taxa and competing systems. *Syst. Zool.*, **28**: 308-337.

— 1981. — *Phylogenetics. The theory and practice of*

Source : MNHN, Paris

phylogenetic systematics. New York, Wiley: i-xv + 1-439.

WILLIAMS, C. B., 1951. — A note on the relative sizes of genera in the classification of animals and plants. *Proc. Linn. Soc. Lond.*, **162**: 171-178.

WILLIAMSON, F. S. L., 1957. — Hybrids of the Anna and Allen hummingbirds. *Condor*, **59**: 118-123.

WILSON, A. C., 1975. — Evolutionary importance of gene regulation. *Stadler Symp.*, 7: 117-134.

WILSON, A. C., BUSH, G. L, CASE, S. M. & KING, M.-C., 1975. — Social structuring of mammalian populations and rate of chromosomal evolution. *Proc. natn. Acad. Sci. U.S.A.*, **72**: 5061-5065.

WILSON, A. C., CARLSON, S. S. & WHITE, T. J., 1977. — Biochemical evolution. *Annual Rev. Biochem.*, **46**: 573-639.

WILSON, A. C., KUNKEL, J. G. & WYLES, J. S., 1984. — Morphological distance: an encounter between two perspectives in evolutionary biology. *Evolution*, **38**: 1156-1159.

WILSON, A. C., MAXSON, L. R. & SARICH, V. M., 1974. — Two types of molecular evolution. Evidence from studies of interspecific hybridization. *Proc. natn. Acad. Sci. U.S.A.*, **71**: 2843-2847.

WILSON, A. C., SARICH, V. M. & MAXSON, L.R., 1974. — The importance of gene rearrangement in evolution: evidence from studies on rates of chromosomal, protein, and anatomical evolution. *Proc. natn. Acad. Sci. U.S.A.*, **71**: 3028-3030.

WILSON, A. C., WHITE, T. J., CARLSON, S. S. & CHERRY, L. M., 1977. — Molecular evolution and cytogenetic evolution. *In*: R. S. SPARKES, D. E. COMINGS & C. F. FOX (eds.), *Human cytogenetics. ICN-UCLA Symposia on Molecular and Cellular Biology*, New York, San Francisco & London, Academic Press, vol. 7: 375-393.

WRIGHT, S., 1931. — Evolution in Mendelian populations. *Genetics*, **16**: 97-159.

— 1932. — The role of mutation, inbreeding, crossbreeding and selection in evolution. *Proc. Sixth internat. Congr. Genetics*: 356-366.

WYLES, J. S., KUNKEL, J. G. & WILSON, A. C., 1983. — Birds, behavior, and anatomical evolution. *Proc. natn. Acad. Sci. U.S.A.*, **80**: 4394-4397.

XAVIER, F., 1979. — Une espèce nouvelle de *Nectophryvoides* (Anoure, Bufonidé) des Monts Nimba, *N. liberiensis* n. sp. I. Description de l'espèce. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **103** : 431-441.

ZEPP, H. D., CONOVER, J. H., HIRSCHHORN, K. & HODES, H. L., 1971. — Human-mosquito somatic cell hybrids induced by ultraviolet-inactivated Sendai virus. *Nature New Biology*, **229**: 119-121.

ZINK, R. M., 1982. — Patterns of genic and morphologic variation among sparrows in the genera *Zonotrichia*, *Melospiza*, *Junco*, and *Passerella*. *The Auk*, **99**: 632-649.

ZUCKERKANDL, E., 1964. — Controller gene diseases: the operon model as applied to β-thalassemia, familial fetal hemoglobinemia and the normal switch from the production of fetal hemoglobin to that of adult hemoglobin. *J. mol. Biol.*, **8**: 128-147.

— 1976 a. — Programs of gene action and progressive evolution. *In*: M. GOODMAN & R. E. TASHIAN (eds.), *Molecular anthropology, Genes and proteins in the evolutionary ascent of the primates*, New York, Plenum Press: 387-447.

— 1976 b. — L'évolution moléculaire. *In*: PETIT & ZUCKERKANDL (1976) : 197-271.

— 1979. — Communication personnelle (*verbo*, novembre 1979).

— 1980. — Communication personnelle (lettre du 17 février 1980).

ZUCKERKANDL, E. & PAULING, L., 1962. — Molecular disease, evolution, and genic heterogeneity. *In*: M. KASHA & B. PULLMAN (eds.), *Horizons in biochemistry*, New York & London, Academic Press: 189-225.

MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

Date de distribution : 18 novembre 1988.
Dépôt légal : novembre 1988.

IMPRIMERIE NATIONALE

7 564 011 T 64

Source : MNHN, Paris